

THESE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES 1

pour obtenir

Le grade de : *DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1*

Mention : BIOLOGIE

PAR

Guénola PERES

Equipe d'accueil : UMR ECOBIO 6553

Equipe Interaction Biologique et Transfert de Matière

Ecole doctorale Vie-Agro-Santé

U.F.R Sciences de la vie et de l'environnement

Identification et quantification in situ

des interactions entre la diversité lombricienne et la macro-bioporosité dans le
contexte polyculture breton.

Influence sur le fonctionnement hydrique du sol

Soutenue le 11 Juillet 2003 devant la commission d'examen

Butt, K.R	Principal Lecturer, University of Central Lancashire
Curmi, P.	Professeur, Ecole Nationale Supérieure Agronomique Dijon
Cluzeau, D.	MC, Université de Rennes 1 (<i>Co-directeur</i>)
Lavelle, P.	Professeur, IRD Bondy (<i>Rapporteur</i>)
Marmonier, P.	Professeur, Université de Rennes 1 (<i>Co-directeur</i>)
Walter, C.	Professeur, Ecole Nationale Supérieure Agronomique Rennes (<i>Rapporteur</i>)

A Christophe, Louna & Matéo

A mes parents,

Ma sœur Isabelle,

Ma filleule Marie,

Remerciements

Je remercie **Pierre Marmonier**, professeur à l'Université de Rennes 1 et directeur de la Station Biologique de Paimpont, pour avoir accepté de diriger ce travail de recherche. Spécialiste de l'eau, il a toujours montré un profond intérêt pour tout ce qui se passait dans le sol et n'a jamais fait la grimace lorsque l'on évoquait les vers de terre. Je le remercie pour sa bienveillance et tous les commentaires oh combien précieux qu'il a su me donner pendant ces trois années.

Un grand merci à **Daniel Cluzeau**, maître de conférence à l'Université de Rennes 1, pour m'avoir initiée "aux vers de terre" et pour la confiance qu'il a su me témoigner tout au long de ces dix années de travail en commun. Son dynamisme et sa curiosité ont fait de lui un super collaborateur de terrain, de colloque et de bureau. Je le remercie pour avoir su partager sans retenue ses connaissances sur la biologie des sols et pour m'avoir permise de mener à bien ce travail.

Je suis très touchée que **Patrick Lavelle**, professeur à l'IRD de Bondy et **Christian Walter** professeur à l'ENSA de Rennes aient accepté le rôle de rapporteur. Leurs critiques constructives m'ont amenée à poser un autre regard sur ce travail. Je remercie également chaleureusement **Pierre Curmi**, professeur à l'ENESA de Dijon, qui depuis mon entrée en DEA de Science du Sol suit de près l'ensemble de mes travaux, pour avoir accepté d'être membre du jury. Je suis aussi très sensible à la participation au jury de **Kevin Butt**, principal lecturer à l'Université de Lancashire et le remercie pour ses commentaires sur les interactions lombriciennes et le fonctionnement hydrique des sols. Par ailleurs, à l'issue de la soutenance, je voudrais sincèrement remercier ces membres du jury pour la richesse des discussions scientifiques qu'ils ont su provoquer.

Je tiens également à remercier **Vincent Hallaire**, CR à l'INRA-SAS "Science du sol" de Rennes, pour m'avoir initiée à la physique du sol. Je le remercie sincèrement pour sa gentillesse et la disponibilité dont il a toujours su faire preuve à mon égard. Dans la même idée je tiens aussi à remercier **Yannick Besnard**, super technicien et ami de l'INRA qui est devenu tours à tours ramasseur de vers de terre, porteur et tailleur de blocs de sol, qui m'a aidée dans les mesures de conductivité et qui surtout a su me ménager quand mon bidon était si rond. Plus globalement, je tiens à remercier l'ensemble des personnes du laboratoire INRA-ENSAR "Science du Sol" de Rennes pour leur accueil si convivial, et notamment **Philippe Mérot**, pour avoir accepté ma présence prolongée au laboratoire. Une pensée toute particulière pour les thésards, **Mathieu, Chacha et Valérie** pour m'avoir hébergée dans leur bureau et à tous les autres (Stéphane, Samuel, Cédric, Gêrôme, Anne, et ...) ...merci.

Je voudrais aussi remercier le professeur **Gandon**, du CHU de Rennes pour m'avoir donné accès au scanner de l'hôpital. Malgré son emploi du temps chargé, il a toujours su se rendre disponible. Et bien évidemment, un grand merci à **Laurence Ferrad**, "manip" de l'hôpital, sans qui toutes ces images n'auraient pas vu le jour.

Merci aussi à **Jean-François Delerue**, de l'IRD Bondy. La reconstruction en trois dimensions des réseaux de galeries de vers de terre et la simulation de leur fonctionnement hydrique, a été l'occasion d'une collaboration fort sympathique.

Non, non, je n'ai pas oublié tout le temps que tu as passé **Alain B.**, à lire ce manuscrit et auparavant à m'entraîner sur les sentiers tortueux des statistiques (osant côtoyer les neuronaux)... Merci pour ton amitié si précieuse et pour toutes tes remarques si pertinentes...

Un grand merci aussi à tous les permanents de la station biologique de Paimpont, anciens et nouveaux... Marc, Yves², Claire, Patrick, Anne, Jérémy, Blandine, Florence, Sylvain, David, Simone et tous les autres, pour avoir contribué à un moment ou à un autre au bon déroulement de ce travail...et avoir su organiser de vrais staffs de soutien... une pensée toute particulière pour Fred A... super nana et reine des attentions qui touchent, et merci pour ton petit busuc qui fait si bonne figure en première page... Mais la vie à la station n'aurait pas été aussi agréable sans mes "vieilles" copines, alors un grand merci à Marie, Nath et surtout à toi, Muriel, toujours présente quand il faut.

Elle n'arrive que maintenant, mais je voudrais apporter une mention spéciale pour **Anne-So**, stagiaire de maîtrise de l'Université, qui a été ma compagne de ce terrain qui n'en finissait pas. Malgré les intempéries (pourtant si rares en Bretagne), elle a TOUJOURS été d'une humeur joyeuse et elle a su rendre le terrain tellement agréable. C'est certain : cette thèse n'aurait pas été ce qu'elle est sans elle.. Du fond du cœur : merci.

Le terrain requiert toujours la participation importante des personnes.. Alors, je voudrais remercier les rennais, François, Ludo, Man et Mario, ainsi que les Quimpérois Mickaël, Pierre et Yves pour avoir accepté (sans jamais rechigner) de venir de me donner un coup de main.. Merci aussi à Françoise Vertès, à Thierry Morvan, à monsieur mogis et à monsieur Barbier pour m'avoir si souvent renseignée sur l'historique des parcelles.. Merci aussi à Jean-Reynald de Dreuzy, ce n'était pas du terrain, mais cela s'en rapprochait tellement... merci à Madame Denou....et merci et d'avance et pardon aux oubliés qui ont croisé mon chemin durant ces dernières années..

Bien évidemment, le soutien omniprésent de tous mes amis a aussi énormément compté : ils ont appris au fil du temps à limiter leurs éclats de rire lorsque je leur parlais de mes "busucs", voire à laisse sous-entendre un certain intérêt pour ces petites bêtes, et je les remercie pour cette délicatesse. Merci aussi pour avoir pris soin de ma petite famille.

Un merci particulièrement chaleureux à mes parents et à toute ma famille, sans lesquels ce travail n'aurait pu avoir lieu. Vous m'avez tellement fait confiance pendant toutes ces années. En acceptant ce parcours aux multiples lacets, vous m'avez permis de m'épanouir et de me réaliser, et pour tout cela, je vous serre fort sur mon cœur. Promis, j'arrête d'être étudiante !!!

Enfin, au bout de cette liste si longue, preuve que seule, on est bien peu de chose, je voudrais dédier ce travail à Christophe... Ton soutien permanent, ta patience, ta tolérance, tes relectures et tous les moments de répit que tu m'as accordés sont pour beaucoup dans l'aboutissement de ce travail et merci à Matéo et Louna, rayons de soleil de nos vies, pour vos généreux sourires qui m'ont donné bien du courage dans cette rédaction qui a du vous sembler si longue.....

Sommaire

Introduction générale

La composante biologique du sol	4
Densité et biomasse	5
Diversité	6
Le double rôle de la faune du sol dans le système interactif sol.....	6
La faune comme indicatrice des états et usages des sols	6
Les invertébrés du sol comme acteurs dans le fonctionnement du sol.....	9
Le fonctionnement hydrique du sol.....	14

Chapitre 1. Sites d'étude et méthodes

1. Introduction	19
2. Sites d'étude	20
2.1 Présentation des sites d'étude et des modalités étudiées	20
2.11 Site expérimental de Quimper	21
2.12 Site expérimental de Rennes	24
2.13 Synthèse des sites et des modalités.....	28
2.2 Description des interventions culturales	29
2.21 Site de Quimper	29
2.22 Site de Rennes.....	31
3. Echantillonnage des lombriciens.....	32
3.1 Principales techniques d'extraction des lombriciens	32
3.11 Méthodes physiques	33
3.12 Les méthodes éthologiques.....	34
3.13 Les méthodes couplées	36
3.2 Efficacité comparée des différentes méthodes.....	36
3.3 Choix de la technique de prélèvement	37
3.4 Descriptif de la méthode d'extraction.....	38

Chapitre 2. Influence des conditions agro-pédo-climatiques sur la distribution des peuplements lombriciens

1. Introduction	43
2. Analyse numérique des peuplements lombriciens.....	48
2.1 Caractérisation globale des peuplements.....	48
2.2 Caractérisation des peuplements par catégories écologiques	48
2.3 Caractérisation taxonomique des peuplements	48
2.31 Composition taxonomique	49
2.32 Structure taxonomique	49
2.4 Données issues du tri manuel.....	50
3. Résultats	52
3.1 Echantillonnage au formol seul	52
3.11 Caractérisation globale des peuplements	52
3.12 Caractérisation du peuplement par les catégories écologiques.....	55
3.13 Caractérisation taxonomique des peuplements.....	57
3.2 Echantillonnage par tri manuel	72
3.21 Caractérisation globale des peuplements lombriciens	72
3.22 Caractérisation du peuplement par catégories écologiques.....	73
3.23 Caractérisation taxonomique des peuplements.....	74
4. Discussion	82
4.1 Comparaison des résultats formol et des résultats formol + tri manuel	82
4.11 Apports du tri manuel	82

4.12 Limites du correctif de type "additif" et du tri manuel	84
4.13 Perspectives	85
4.2 Influence des conditions agro-pédo-climatiques	86
4.21 Influence des conditions pédo-climatiques	86
4.22 Influence des systèmes culturels	89
4.3 Conclusion	95

Chapitre 3. Interaction entre les lombriciens et la macroporosité observée in situ sur un profil de sol

1. Introduction	99
2. Matériel et méthodes	100
2.1 Le peuplement lombricien	100
2.2 La macroporosité	101
2.21 Description des profils	101
2.22 Quantification de la porosité	102
2.3 Traitement statistique	103
3. Description des profils	104
3.1 Site de Quimper	104
3.11 Monoculture maïs (fertilisation lisier)	104
3.12 Prairie temporaire (prairie de rotation, fertilisation lisier)	105
3.13 Prairie permanente	106
3.2 Site de Rennes	107
3.21 Monoculture maïs (fertilisation lisier)	107
3.22 Prairie permanente	108
3.3 Standardisation de notre méthode de description de la porosité	108
4. Relation entre la densité lombricienne et la densité porale	109
4.1 Densité lombricienne	109
4.2 Densité porale	109
4.3 Relation entre le peuplement lombricien et la macroporosité	111
4.31 Evolution de la macroporosité globale	111
4.32 Comparaison entre les prairies et le maïs	112
4.33 Macroporosité appréciée sur l'ensemble du profil	113
4.34 Macroporosité appréciée par niveau	115
5. Relation entre les caractéristiques des peuplements et celles de la macroporosité ..	118
5.1 Données Biologiques	118
5.2 Données physiques	120
5.3 Intégration des données biologiques et physiques	121
5.31 Variabilité inter modalité	121
5.32 Variabilité inter site	122
6. Discussion	124

Chapitre 4. Morphologie des réseaux de galeries naturels étudiés en trois dimensions

1. Introduction	129
Paramètres de description de la porosité	129
- réciproque de la tortuosité	130
- ouverture/non-ouverture à une extrémité/2 extrémités de la colonne	130
2. Matériel et méthode	131
2.1 Extraction des blocs	132
2.2 Restriction de la taille des blocs	133
2.3 Intérêt et Principe de la tomographie aux rayons X	134
2.4 Traitement des images	136
2.5 Caractérisation du système poral	138

2.6 Paramètres retenus pour la caractérisation morphologique.....	139
2.61 Caractérisation de l'ensemble du réseau.....	139
2.62 Caractérisation des galeries.....	139
3. Résultats.....	140
3.1 Caractérisation morphologique de l'ensemble du réseau.....	140
3.11 Profondeur du réseau.....	140
3.12 Volume du réseau.....	140
3.2 Caractérisation morphologique des galeries et mise en relation avec les peuplements lombriciens.....	142
3.21 Site de Quimper.....	142
3.22 Site de Rennes.....	149
4. Discussion.....	155

Chapitre 5. Influence des interactions entre la biodiversité lombricienne et les caractéristiques morphologiques des galeries sur le fonctionnement hydrique

1. Introduction.....	161
2. Matériel et méthode.....	163
2.1 Mesure de la conductivité hydraulique.....	163
2.2 Peuplement lombricien.....	164
2.3 Caractérisation du réseau poral.....	165
2.31 Caractérisation morphologique issue de la tomographie aux rayons X.....	166
2.32 Marquage de la porosité fonctionnelle.....	166
2.4 Simulation de la conductivité.....	167
3. Résultats.....	168
3.1 Mesures des conductivités.....	168
3.11 Blocs de sol issus de l'horizon supérieur (0-25 cm).....	168
3.12 Blocs de sol issus de l'horizon inférieur (25-50 cm).....	171
3.2 Relation entre la conductivité hydraulique et le peuplement lombricien.....	171
3.21 Relation entre la conductivité et l'ensemble du peuplement lombricien.....	172
3.22 Relation entre la conductivité et le peuplement lombricien sans épigés.....	172
3.23 Relation entre la conductivité et les catégories écologiques.....	173
3.24 Relation entre la conductivité et les catégories écologiques couplées aux stades de développement.....	175
3.25 Synthèse.....	176
3.3 Relation entre la conductivité hydraulique et la géométrie porale.....	177
3.31 Caractéristiques générales du réseau.....	177
3.32 Caractéristiques propres aux galeries.....	186
3.4 Application du modèle.....	192
4. Discussion.....	193

Conclusion générale.....	199
---------------------------------	------------

Références bibliographiques.....	205
---	------------

Liste des tableaux et figures.....	225
---	------------

Annexes.....	232
---------------------	------------

Introduction Générale

*"Ecosystems are not more complex than we think,
they are more complex than we can think"*

F. Egler (1977)

Introduction générale

Le sol, interface majeure entre la lithosphère et l'atmosphère, peut être considéré comme un système interactif au sein duquel les caractéristiques physiques (structure du sol), chimiques (matière organique, solution du sol) et biologiques (faune et flore) sont en étroites relations (Coleman & Odum, 1992) (figure 1).

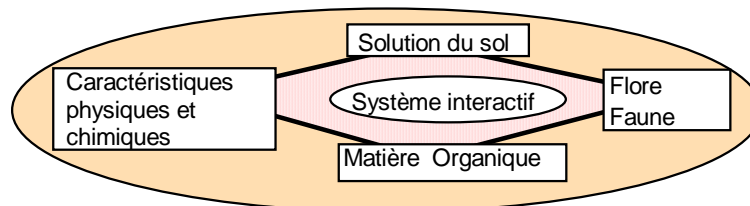


Figure 1 : Schéma des interactions au sein du sol (Coleman & Odum, 1992)

Les sols agricoles, support de production végétale, sont soumis à un ensemble de pressions anthropiques d'ordre mécanique ou chimique. En Europe occidentale, ces pressions ont augmenté de manière significative depuis le début de l'ère industrielle et plus récemment en liaison avec le développement de l'agriculture qui se devait de répondre aux demandes sociales de l'après-guerre : comment adapter l'agriculture et ses techniques de manière à rendre la France autosuffisante du point de vue alimentaire ? Si les techniques de production mises en place alors ont permis d'accroître les rendements, elles se sont aussi accompagnées d'une dégradation des potentialités de ce système interactif, liée notamment à des processus d'érosion ou de compaction du sol.

Ces modifications structurales ont eu pour conséquences l'altération des fonctions épuratrices du sol et ont limité son rôle dans la protection de la qualité des eaux de surface et souterraines. Cette diminution du rôle épurateur a été d'autant plus marquée que les apports de déchets urbains, agricoles et industriels ont augmenté (Germon, 1998). *In fine*, l'ensemble de ces perturbations a eu des conséquences sur les systèmes aquatiques, qui se sont traduites par des pollutions toxiques, trophiques ou encore salines. Ces problèmes sont malheureusement trop bien connus en Bretagne, où par exemple, des excédents de lisier de porc épandus ont fini par polluer les eaux souterraines et contribuer à l'eutrophisation des eaux de surface (Cheverry, 1998 ; Neveu *et al.*, 2001).

Pour comprendre et gérer cette dégradation de l'environnement, il convient donc de mieux connaître et comprendre le fonctionnement du sol, c'est-à-dire de cerner la place et le rôle de chacun de ses composants (physiques, chimiques et biologiques) ainsi que les interactions entre ces composants. Cette démarche doit permettre de s'orienter vers une agriculture durable qui soit en adéquation avec les potentialités du sol et les demandes sociales.

Le sol est un système qui évolue dans le temps et dans l'espace, comprendre son fonctionnement nécessite d'intégrer les variabilités spatio-temporelles du système, qu'elles soient liées ou non aux activités humaines.

Dans cette optique, le programme GESSOL, dans lequel s'inscrit ce travail de thèse, a été mis en place en 1998. Ce projet intitulé "Caractérisation, déterminisme et surveillance de la qualité des sols en milieu limoneux acide" est supporté par le Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement. Les objectifs sont de caractériser les variabilités spatiales et temporelles des composantes chimiques, physiques et biologiques des sols à deux échelles jugées stratégiques :

- i) celle d'un bassin versant, permettant de tenir compte de la diversité des pratiques agricoles (prairie permanente, rotation, fertilisation minérale ou organique), des types de sols (gradient d'hydromorphie) et de la position topographique,
- ii) celle de la région, permettant d'intégrer des changements majeurs des sols (climat, substrat, matière organique).

Dans le cadre de ce travail, nous nous sommes intéressés à la composante biologique, en essayant de qualifier, voire de quantifier :

- l'influence de différentes pratiques agricoles sur le fonctionnement biologique des sols en liaison avec différents contextes pédo-climatiques (ce qui définit l'axe 1 de ce travail de recherche),
- la relation qui existe entre la composante biologique et une composante physique, à savoir la structure du sol (appréciée dans les axes 2 et 3),
- l'influence de cette relation sur le fonctionnement hydrique du sol (axe 4).

La composante biologique du sol

En dehors des racines du sol, la composante biologique comprend un ensemble d'organismes vivants qui définit l'édaphon et qui regroupe les algues, les champignons, les bactéries ainsi que la faune du sol. Cette dernière peut-être classée selon le critère de taille : la microfaune qui désigne l'ensemble des organismes animaux de taille inférieure à 0.2 mm, la mésofaune de taille comprise entre 0.2 et 4 mm, la macrofaune de taille comprise entre 4 et 80 mm et enfin la mégafaune qui regroupe les organismes mesurant de 80 mm à environ 1.60m (Bachelier, 1978 ; Bonneau et Souchier, 1979). D'autres types de classifications existent. Ainsi, les invertébrés peuvent aussi être classés en fonction de la ressource trophique qu'ils utilisent, ce qui permet de différencier entre autre les saprophages (nombreux groupes d'invertébrés) qui consomment les matières organiques mortes non spécifiées, les humivores (termites, vers de terre) qui consomment de l'humus, les géophages (vers de terre) qui consomment de la terre, ou encore les fourrageurs (termites, fourmis) qui consomment de la litière. Les invertébrés du sol peuvent aussi être classés selon leurs microhabitats ou encore selon leurs adaptations morphologiques à la vie endogée directement liées à leur stratification verticale dans le sol.

Il existe donc une multitude de classifications dont le but commun reste de mieux comprendre la complexité de la composante biologique.

Densité et biomasse

L'importance quantitative de ces organismes est considérable ; en effet, les microorganismes (protozoaires, nématodes) atteignent les 10^{11} individus/m². Parmi la mésofaune, les microarthropodes présentent des densités pouvant atteindre 200.000 individus au mètre carré (Bachelier, 1978) ; si ces derniers sont très majoritairement composés par les collemboles et les acariens, il n'en demeure pas moins que localement les micromyriapodes, les larves de diptères, les coléoptères et d'autres organismes (diptère, protour) peuvent aussi être nombreux (Lavelle et Spain, 2001).

Tableau 1 : Exemple de répartition de la faune dans un sol brun non cultivé des régions tempérées (Bachelier, 1978)

Types	Types d'organismes	Nombre par m ²
Microfaune	Protozoaires	10^8 à 50^8
	Nématodes	10^6 à 20^6
Mésofaune	Microarthropodes < 1 mm	
	- collemboles	20^3 à 500^3
	- acariens	20^3 à 500^3
	Enchytréides	10^4 à 50^4
Macrofaune	Lombriciens	50 à 400
	Mollusques	10 à 10^2
	Arthropodes > 1 mm	10^3 à 10^4

Parmi ces millions d'individus que constitue l'ensemble de la faune du sol, les lombriciens représentent un faible pourcentage en terme de densité, par contre au sein d'un milieu tempéré donné ils dominent le plus souvent en terme biomasse : leur densité peut atteindre 10^6 individus par hectare et leur biomasse 2t par hectare (Bouché, 1972 ; Lavelle, 1983c), et de ce fait, sous prairie en système tempéré la biomasse lombricienne peut atteindre 22 % de la biomasse totale de l'édaphon dans l'horizon organique (Bachelier, 1978 ; figure 2).

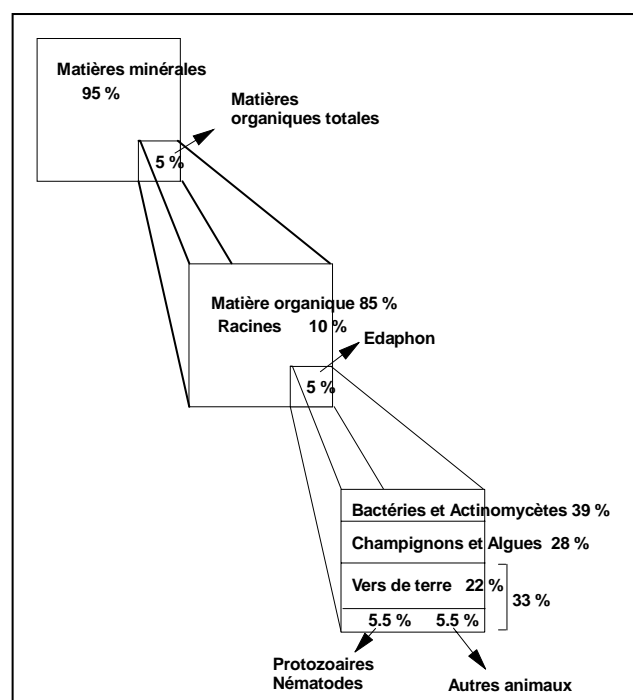


Figure 2 : Exemple de composition pondérale d'un horizon organique de sol de prairie tempérée (Bachelier, 1978)

Diversité

Le sol possède également des communautés parmi les plus diversifiées de la planète (Giller *et al.*, 1997). Les estimations font état de quelque 5 à 80 millions d'espèces appartenant principalement à l'embranchement des arthropodes (Ghilarov, 1977 ; Behan-Pelletier *et al.* 1993). Un mètre carré héberge près de 1000 espèces d'invertébrés dans une hêtraie européenne (Schaefer & Schauer mann, 1990), dont 400 à 500 espèces d'acariens, 60 à 80 espèces de collemboles, 90 espèces de nématodes, 60 espèces de protozoaires, 22 espèces d'enchytréides, 15 espèces de diplopodes et 15 à 17 espèces de vers de terre.

Le nombre d'espèces de lombriciens, qui définit la richesse spécifique, suit un gradient marqué à l'échelle du globe. Plus localement, en Europe où la majorité des vers de terre appartiennent à la famille des *Lumbricidae*, le nombre d'espèces augmente depuis l'Islande jusqu'à la Méditerranée. Lavelle (1983c) dans un travail de synthèse rapporte les richesses taxonomiques suivantes : Islande 8 espèces (Bengtson *et al.*, 1975), Suède 13 espèces (Nordström and Rundgren, 1973), Danemark 19 espèces (Bornebush, 1930), Angleterre 28 espèces (Gerard, 1967), Belgique, Luxembourg et Nord de la France 29 espèces, et sur l'ensemble du territoire français une centaine d'espèces (Bouché, 1972). Ces richesses taxonomiques reflètent l'action d'une multitude de facteurs tels que la glaciation quaternaire, les phénomènes d'insularité, l'altitude, mais aussi des facteurs d'origine anthropique.

Le double rôle de la faune du sol dans le système interactif sol

Au-delà de leur densité, biomasse ou diversité, les organismes du sol peuvent être considérés selon deux points de vue complémentaires : indicateur et acteur.

La faune comme indicatrice des états et usages des sols

Au sein du compartiment biologique, de nombreux travaux ont mis en évidence les relations existant entre l'état de l'écosystème sol et certains invertébrés tels que les arthropodes ou les vers annelés (enchytréides et lombriciens). Ces taxons pouvant rendre compte de l'état et des usages de l'écosystème sol, sont alors considérés comme des bio-indicateurs (Siepel, 1988 ; Crossey *et al.*, 1992).

Ainsi, parmi les arthropodes, les collemboles et acariens sont influencés par les facteurs agro-pédologiques tels que le pH, la teneur en matière organique, l'hydromorphie du sol, les espèces végétales présentes et la diversité végétale, ainsi que la fertilisation et le labour (Curry, 1978 ; West, 1984 ; Siepel, 1988 ; Loranger *et al.*, 1998 ; Schröder & Bayer, 2000). Parmi les vers annelés, les enchytréides sont sensibles majoritairement à la température et à l'état hydrique du sol (Lavelle & Spain, 2001), et dans une moindre mesure à la texture du sol, à la matière organique et à la compaction et au labour (Röhrig *et al.*, 1998).

En ce qui concerne les **lombriciens**, de nombreux travaux ont mis en évidence le rôle majeur des **caractéristiques physico-chimiques du sol**. Ainsi, les travaux de Van Rhee & Nathans (1973), de Philipson *et al.* (1976) et de Bachelier (1978) montrent l'effet significatif de la profondeur de sol. Ces mêmes auteurs mettent aussi en avant le rôle majeur de l'humidité du sol, les vers de terre étant plus sensibles à une sécheresse qu'à une immersion temporaire. Ce qui explique leur distribution

spatiale dans la parcelle en lien avec les conditions d'hydromorphie (Cannavacciuolo, 1998). Les travaux de Guild (1948), El-Duweini and Ghabbour (1965), Edwards and Lofty (1972), Binet (1993), Pérès *et al.*, (1998) ont mis en avant l'effet de la texture du sol sur la biomasse et l'abondance lombriciennes, et ceux de Nuutinen *et al.* (1998) montrent que la texture peut aussi influencer la distribution des lombriciens. Les travaux de Bhatti (1962) et Bachelier (1978) définissent des valeurs limites de pH (limite égale à 10 pour un sol alcalin et 4.4 pour un sol acide) et Satchell (1955) propose une classification des *Lumbricidae* selon les valeurs de pH. Romans & Robertson (1975) montrent qu'un lessivage et une acidification des sols entraînent la diminution voir la disparition des lombriciens, et Barley (1961) définit une limite maximale de salinité égale à 0.4 % (=0.07 M par litre). Enfin, bien que l'effet de la température ne soit pas aisé à apprécier, car notamment lié aux conditions d'humidité (Lee, 1985), Bouché (1982) met en avant son influence sur la durée de développement des individus et la production de cocons, cette production pouvant aussi être influencée par la compaction du sol comme le soulignent Lowe & Butt (1999).

En ce qui concerne les **facteurs anthropiques**, les recherches sur l'influence des nouvelles pratiques agricoles sur les lombriciens ont débuté dès les années 40 : Evans & Guild (1948) montrent qu'un labour peut réduire le peuplement lombricien de 70% en 5 ans, Hopp (1947) précise ces observations en soulignant que la charrue à disque et le sarclage sont particulièrement nocifs pour les espèces de surface. Ces résultats ont été régulièrement complétés tant par des études menées en milieu tempéré (Edwards & Lofty, 1977 ; Lee, 1985 ; Curry *et al.*, 1995 ; Wuest, 2001) qu'en milieu tropical (synthèse de Fragoso, 1997). L'étude des effets des traitements phytosanitaires montre que certains pesticides peuvent avoir des effets nocifs sur le développement de certaines espèces de lombriciens, ce qui modifie la diversité taxonomique des peuplements (Duddington, 1961 ; Cluzeau *et al.*, 1987 ; Cluzeau & Fayolle, 1988 ; Texier *et al.*, 1995 ; Tebrüge & Düring, 1999 ; Ablain, 2002). En parallèle de ces effets négatifs engendrés par des contraintes anthropiques, les travaux portant sur les enrichissements organiques montrent en général, un effet positif des fertilisations sur le peuplement lombricien (Raw, 1962 ; Edwards & Lofty, 1977 ; Bostrom, 1987 ; Cluzeau *et al.*, 1990 ; Binet 1993 ; Doube, 1994 ; Pérès *et al.*, 1998 ; Mele, 1999).

Cette sensibilité des lombriciens aux contraintes physiques, chimiques et biologiques permet-elle de les considérer comme des bio-indicateurs ?

Selon Hopkin (1994), un bon indicateur doit satisfaire à quatre principales règles :

- pertinence : l'indicateur doit avoir un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème et doit être en cohérence avec le problème posé et l'échelle d'investigation,
- fiabilité : l'indicateur doit avoir une large distribution, être commun et facile à prélever,
- sensibilité : l'indicateur doit présenter des réponses mesurables,
- reproductibilité : les réponses à des perturbations similaires doivent être similaires.

Compte tenu de leur sensibilité aux contraintes environnementales, de leur grande abondance dans la majorité des sols tempérés, et de leurs propres caractéristiques, les lombriciens ont été retenus dans notre travail pour définir la composante biologique du sol, et développer quatre axes de recherche complémentaires.

Le premier axe (axe 1) se décline à travers les questions suivantes :

- Quelles sont les modifications de la structure du peuplement lombricien lorsque celui-ci est soumis à différents systèmes cultureux (prairie permanente, prairie temporaire, monoculture maïs) et à différents contextes pédo-climatiques (Est et Ouest de la Bretagne) ?

- Est-il possible d'identifier au sein des peuplements lombriciens, des espèces caractéristiques de contraintes prédéfinies ?

Classiquement, la réponse des peuplements lombriciens aux pressions environnementales est étudiée en termes d'abondance (nombre d'individus/m²), de biomasse (poids/m²), de richesse spécifique (nombre d'espèces) et de diversité (Texier *et al.*, 1997).

Le nombre d'espèces lombriciennes permet d'appréhender en partie la biodiversité (*sensu* Willson & Peter, 1988) définie comme étant "la quantité et la structure de l'information contenue dans des systèmes vivants hiérarchiquement emboîtés" (Blondel, 1995). Il ne s'agit pas d'un concept, mais d'une caractéristique (attribut) des systèmes vivants considérés à différents niveaux d'organisation, depuis le gène jusqu'à la biosphère, en passant par les espèces, les populations, les communautés et les paysages (Solbrig, 1991a, Solbrig, 1994, *in* Descaëns, 1999). Un écosystème caractérisé par une grande biodiversité spécifique sera marqué par la pluralité de ses communautés mais aussi par les relations entre éléments constitutifs de cette pluralité (Blondel, 1995).

Cependant, la caractérisation du peuplement en lien avec les espèces ne semble pas toujours suffisante. En effet, bien que les différences de comportements entre les stades physiologiques soient assez mal connues, quelques études montrent des comportements différents entre des individus adultes et juvéniles. Ces différences se retrouvent dans la stratification verticale des individus : les juvéniles sont localisés plus près de la surface car ils sont supposés ne pas avoir la musculature suffisante pour creuser plus profond (Bouché, 1972 ; Gérard, 1967 ; Lavelle, 1983 ; Benour et Nair, 1997) ; elles se retrouvent aussi en lien avec leur régime alimentaire (Ferrière, 1980 ; Schmidt *et al.*, 1997). Ces différences comportementales associées aux différences morphologiques ont préjugé d'influences différentes sur le sol (Gillot-Villenave, 1994 ; Pérès *et al.*, 1998).

Dans le cadre de ce travail, nous avons donc évalué l'intérêt d'intégrer les stades de développement à la détermination des espèces.

De ce fait, deux autres questions de recherche viennent compléter les deux premières :

- Quelle est la qualité de l'information apportée par les descripteurs usuels des peuplements, tels que l'abondance, la biomasse et la diversité spécifique ?

- Comment compléter cette liste de descripteurs afin de définir de nouveaux paramètres caractérisant les peuplements, en intégrant notamment le stade de développement des individus ?

Les méthodes d'extraction des lombriciens sont nombreuses (elles seront répertoriées dans le chapitre 1, Matériel et Méthodes) et leur pertinence a toujours été à l'origine de nombreux travaux de recherche anciens mais aussi plus récents (Svenden, 1955 ; Raw, 1959 ; Bouché, 1969 ; Bouché & Gardner, 1984 ; Emmerling, 1995 ; Butt *et al.*, 2000). L'ensemble de ces travaux souligne bien l'intérêt et le souci des chercheurs à s'orienter vers des méthodes d'extraction qui soient les plus fiables possibles. De la même manière, dans le cadre de cette étude de terrain, il nous a semblé indispensable d'avoir un regard critique sur nos données biologiques, afin d'apprécier au mieux par la suite l'interaction entre les composantes biologique et physique du sol.

De ce fait, après avoir justifié le choix de la méthode d'extraction, les résultats biologiques obtenus seront discutés en comparant les données issues de l'extraction au formol et celles issues du tri manuel d'un sous-échantillon de sol.

Les invertébrés du sol comme acteurs dans le fonctionnement du sol

Les caractéristiques du sol peuvent être modifiées de manière significative par les contraintes anthropiques, qui sont nombreuses dans certains agrosystèmes tempérés. Ainsi, la fragmentation du sol par le travail mécanique, le tassement par les engins ou les animaux vont modifier les propriétés physiques du sol. Les propriétés chimiques vont, elles aussi, être modifiées par les traitements phytosanitaires et les apports d'amendements et de fertilisants.

Outre l'influence évidente des pratiques culturales sur les propriétés physiques et chimiques du sol, le rôle joué par la faune du sol dans le fonctionnement de ce dernier a aussi été souligné dès la fin du XIX^{ème} siècle (Darwin, 1881).

L'influence de la faune, qui est fonction de la taille des organismes, va intervenir sur les paramètres physiques, chimiques et biologiques du sol.

La microfaune et la microflore, en raison de leurs liens étroits avec les cycles biogéochimiques, influencent tout particulièrement la composante "fertilité" des sols. Les micro-organismes jouent un rôle capital dans les transferts d'énergie et la dynamique des nutriments (Chaussod, 1996). Ils interviennent dans les étapes de biodégradation, de minéralisation et d'humification de la matière organique. Leur activité permet la libération d'éléments nutritifs pour la plante, alors que leur inactivité entraîne le blocage des cycles du carbone, de l'azote et du soufre, associé à un mauvais fonctionnement du sol. Malgré leur petite taille, les microorganismes peuvent aussi influencer la structure du sol : les bactéries et les champignons jouent un rôle fondamental dans la structuration du sol, *via* la formation et la stabilisation des agrégats (Griffiths, 1965 ; Moloche *et al.*, 1987), et *via* la création d'une microporosité (Jeanson, 1968) ; les algues pourraient aussi jouer un rôle dans les phénomènes d'érosion ou d'évaporation par la formation de croûtes protectrices en surface (Bachelier, 1978).

La mésafaune et la macrofaune, ont aussi des impacts sur le sol qui sont d'ordre biologique, chimique et physique. Le fait qu'ils créent des structures physiques plus ou moins pérennes à travers lesquelles ils modifient la disponibilité ou l'accessibilité d'une ressource pour d'autres organismes, confère à ces organismes le statut "d'ingénieurs de l'écosystème" (*sensu* Jones *et al.*, 1994).

L'action biologique s'exprime notamment par la création de conditions favorables au développement des microorganismes : augmentation de la ressource trophique, amélioration des conditions d'aération et d'humidité du milieu. Ainsi, les travaux portant sur les lombriciens en vignobles champenois ont mis en évidence, au champ, une augmentation de la biomasse microbienne en lien avec une augmentation de la biomasse lombricienne (Cluzeau *et al.*, 1994). L'action sur les microorganismes peut aussi s'exprimer en termes de modification de la composition des populations et de leur activité (Loquet *et al.*, 1977) ainsi que de leur répartition spatiale, les microorganismes étant véhiculés à la surface externe des animaux (Mignolet, 1972 ; Touchot *et al.*, 1983) ou *via* la formation de boulettes fécales (Hanlon, 1981).

L'action chimique s'exprime principalement par une participation active de ces organismes à la dynamique de la matière organique. Cette action se situe à plusieurs niveaux : (i) lors de la

fragmentation de la matière organique prélevée à la surface ou à l'intérieur du sol, ces organismes augmentent la surface des débris végétaux dont la dégradation est accentuée par les processus de digestion , (ii) lors de la restitution de cette matière organique ingérée sous forme de boulettes fécales correspondant dans le cas de certains lombriciens, à un mélange intime de débris végétaux et d'éléments minéraux. Ces modifications de l'état organique du sol vont influencer les processus d'humification, la dynamique et la distribution de certains éléments majeurs tels que le carbone (Lee, 1985 ; Scheu, 1991 ; Jégou *et al.*, 2000 ; Shuster *et al.*, 2001), l'azote (Binet, 1993 ; Hameed *et al.*, 1993 ; Didden *et al.*, 1994 ; Parkin & Berry, 1999) et le phosphore (Tiwari *et al.*, 1989 ; LeBayon, 1999).

L'action physique s'exprime de deux manières :

1) Par la **production de déjections** qui sont déposées soit à la surface du sol soit dans le sol. Les dépôts de surface peuvent être très importants puisqu'en système tempéré, les déjections annuelles des lombriciens peuvent varier entre 2 et 10 kg par m², correspondant à la création d'un horizon de surface de 5 jusqu'à 25 mm d'épaisseur (Bachelier, 1978). Selon leurs caractéristiques, l'augmentation de ces déjections s'accompagne d'une augmentation de la structure grumeleuse, ceci étant observé en système tempéré (Pérès *et al.*, 1998) et dans certaines situations en système tropical Gillo-Villenave (1994) en Côte d'Ivoire. Cependant, des observations contraires ont aussi été observées. Ainsi, des études menées en Amazonie ont mis en évidence l'augmentation de la compaction de la surface du sol liée à la coalescence des déjections de vers de terre déposées à la surface du sol (Chauvel *et al.*, 1999), ou encore aux Etats-Unis, la formation d'une croûte de surface suite à l'introduction d'une espèce anécique (Shuster *et al.*, 2000). Cet effet aussi observé en Côte-d'Ivoire (Derouard *et al.*, 1997) et au Pérou apparaît cependant être fonction de la densité de vers, de la présence ou non d'autres espèces de vers, et de la présence ou non de matière organique (Blanchart, 1990 ; Gillo-Villenave, 1994 ; Blanchart, 1997 ; Hallaire *et al.*, 2000).

2) Par la **création de galeries ou de chambre d'estivation, qui vont constituer une partie des macropores du sol**. Ces galeries sont créées par la plupart de la méso- et de la macrofaune, le mode de création varie cependant. Ainsi, on peut distinguer (i) les organismes mineurs qui creusent leur chemin souterrain avec leurs mandibules ou leurs dents, transportant ainsi le sol à la surface (fourmis, termites) ou la repoussant derrière eux avec leurs pattes (larves de hanneton), et (ii) les organismes tunneliers qui forent les galeries soit en poussant la terre agrandissant ainsi les interstices (diplopodes, vers de terre), soit en ingérant la terre et en l'évacuant sous forme de déjections (enchytréides, vers de terre, termites). La création de ces galeries ou de ces chambres d'estivation va participer à la redistribution du spectre de porosité dans le sol en augmentant le compartiment "macropores" (pores de diamètre équivalent > 1000 µm, Luxmoore, 1981). Ces macropores d'origine biologique peuvent être très importants comme le soulignaient déjà les travaux initiés au début du siècle et qui font état de 100 à 1400 galeries par m² en fonction du système de culture (Dimo, 1938).

Si la relation de cause à effet apparaît évidente : un ver de terre creuse une galerie et modifie donc la porosité en créant de la macroporosité, la caractérisation de cette relation n'est pas évidente. En effet, au-delà de l'opacité du sol qui freine les observations, de nombreux facteurs influencent cette relation. Ainsi, les travaux menés par Edwards et Lofty (1972) mettent en évidence l'impact des conditions mésologiques (texture du sol, teneurs en matière organique, état d'humidité du sol) sur l'activité de forage des lombriciens. Par ailleurs, divers travaux soulignent les variations morphologies des réseaux de galeries à l'échelle saisonnière (Kretzschmar, 1982 ; Capowiez *et al.*, 1998) ainsi qu'à l'échelle interannuelle (Lightart, 1996). Enfin, de nombreuses études menées au terrain ou en

conditions contrôlées en microcosmes ont mis en évidence les variabilités morphologiques des réseaux de galeries en lien avec les différentes espèces lombriciennes (Kretzschmar & Aries, 1990 ; Lee & Foster, 1991 ; Lavelle, 1997 ; Lightart & Peek, 1997 ; Jégou *et al.*, 1999 ; Capowiez *et al.*, 2001). Si ces dernières études ont permis d'améliorer de manière notable les connaissances sur la porosité biologique, la plupart de ces études développent des approches monospécifiques, c'est à dire qu'elles décrivent la morphologie des galeries créées par une espèce lombricienne isolée (Kretzschmar, 1990 ; Jégou *et al.*, 1999 ; Langmaak *et al.*, 1999 ; Shipitalo & Butt, 1999) ; de fait, ces études omettent les interactions inter- et intra-spécifique qui existent en milieu naturel et qui ont été soulignées par quelques rares travaux (Abott, 1980 ; Hamilton *et al.*, 1988 ; Butt, 1998). Les études récentes menées en conditions contrôlées par Capowiez (2000) et Jégou *et al.* (2001) et les simulations de réseaux développées par Bastardie *et al.* (2002), ont permis d'apporter les premiers éléments de réponse concernant l'impact de ces interactions biologiques sur les réseaux de galeries ; cependant, ces études se limitent au mieux à quatre espèces au laboratoire avec des sols majoritairement reconstitués. En contre partie, les travaux menés au terrain présentent l'avantage d'intégrer l'ensemble du peuplement ; cependant, aucun de ces travaux n'a quantifié les composantes physique et biologique en une même unité de temps et de lieu (Bouma *et al.*, 1982 ; Lopes-Assad, 1984 ; Kretzschmar, 1987 ; Schröder *et al.*, 1995 ; Lightart, 1996 ; Sveistrup *et al.*, 1997 ; Capowiez *et al.*, 1999). Or, de nombreux travaux ont mis en évidence les fortes variabilités temporelles et spatiales que présentent les peuplements lombriciens (Bouché, 1972 ; Haukka, 1991 ; Poier & Richter, 1992 ; Rossi *et al.*, 1997 ; Nuutinen *et al.*, 2001 ; Rossi & Lavelle, 1998 ; Cannavacciuolo *et al.*, 1998 ; Descaëns & Rossi, 2001 ; Margerite *et al.*, 2001).

Il convient donc, lors de l'étude de la relation lombricien-porosité, d'intégrer d'une part les réalités de terrain, à savoir les interactions biologiques, et d'autre part, les variabilités spatio-temporelles de ces réponses bio-physiques.

De ce fait, afin d'avoir une image la plus fiable possible des interactions entre le peuplement lombricien et la porosité à un instant donné, nous avons appliqué un protocole de terrain permettant d'apprécier *in situ* les paramètres biologiques et physiques en une même unité de temps et en un même lieu.

Comment caractériser la relation entre le peuplement lombricien et la macroporosité ?

Malgré l'opacité du sol qui peut freiner l'observation de la porosité du sol, les premiers travaux recensés portant sur l'étude de la porosité d'origine lombricienne ont été réalisés avant la mise au point de techniques sophistiquées, en utilisant simplement les moyens les plus simples comme l'observation à l'œil nu. Ainsi, après les études pionnières d'Hoffmeister (1843) et de Müller (1889) (*in* Kretzschmar, 1989), de nombreux auteurs ont estimé le nombre d'orifices de galeries par unité de surface au sol. Les travaux antérieurs à 1967 ont été recensés dans la synthèse bibliographique de Graff (1967). Depuis cette date, de nombreuses études ont abordé ce problème (Helers, 1975 ; Bouma *et al.*, 1982 ; Lopes-Assad, 1984 ; Hoogerkamp *et al.*, 1987 ; Kretzschmar, 1987 ; Zachmann *et al.*, 1987 ; Edwards *et al.*, 1988 ; Bouma, 1990 ; Lightart, 1996 ; Pitkänen & Nuutinen, 1997 ; Sveistrup *et al.*, 1997 ; Gautronneau et Fayolle, 1998 ; Francis & Fraser, 1998).

Si le but de la plupart de ces études était d'améliorer les connaissances sur les interactions entre l'activité biologique et la porosité du sol, certaines d'entre elles avaient aussi pour objectif d'interpréter les résultats obtenus dans différentes situations comme un indice de l'activité des lombriciens.

C'est avec ce dernier objectif que nous avons initié un travail de recherche à partir de 1996 (Pérès *et al.*, 1998b). Notre démarche s'appuyait alors sur le constat qu'à partir de la seconde moitié du siècle dernier, des méthodes d'observation *in situ* du sol avaient été mises en place dans le souci d'optimiser la gestion du sol (Hénin, 1966 ; Gautronneau et Manichon, 1988 ; Rivière *et al.*, 1992). Cependant, si ces méthodes tenaient compte des caractéristiques physiques et chimiques du sol, la composante biologique n'était intégrée que de manière brève. Forts des connaissances acquises sur le rôle joué par les lombriciens sur le fonctionnement du sol et indirectement sur sa fertilité, nous avons alors essayé de savoir dans quelle mesure il était possible d'intégrer la dimension biologique dans un diagnostic agro-pédologique. Des études ont ainsi été initiées en prairie, dans des contextes géologiques variés, mais dans un même contexte climatique (Ille et Vilaine). Le protocole était basé sur la quantification de la macroporosité observée sur le plan horizontal des horizons agro-pédologiques, cette méthode nous permettant d'acquérir une image en deux dimensions de la porosité. Le premier résultat probant de ces premières études, fut la mise en évidence d'une corrélation positive entre la macroporosité observée à l'œil nu et le peuplement lombricien (Pérès *et al.*, 1998b), laissant ainsi supposé le rôle d'indicateur pouvant être joué par la macroporosité pour rendre compte de l'état macrobiologique des sols. Ce résultat ayant été obtenu en système prairial et dans un seul contexte climatique, il convenait donc par la suite de tester la relation lombricien-porosité dans de nouveaux systèmes culturels et d'autres contextes pédo-climatiques.

Ainsi, en partant de ce résultat et dans la continuité de cette démarche, notre second axe de recherche peut être formulé par les questions suivantes :

AXE 2 :

- **Comment la relation entre les lombriciens et la macroporosité du sol observée *in situ*, évolue-t-elle en fonction (i) des espèces lombriciennes présentes, (ii) de différents systèmes de culture et (iii) de différents contextes pédo-climatiques ?**
- **La macroporosité d'origine lombricienne observée *in situ* peut-elle rendre compte de l'état macrobiologique du sol tout contexte agro-pédo-climatique confondu ?**

Le terme "état macrobiologique des sols" fait suite à des discussions informelles au sein de la communauté scientifique s'intéressant à la macrofaune. Cet "état macrobiologique" pourrait être défini par un certain nombre de paramètres qui seraient soit associés à la communauté elle-même (la densité, la biomasse, la richesse spécifique et écologique, ...), soit associés aux activités des organismes (la consommation de litière, la porosité, la quantité de carbone redistribuée dans le sol ou encore de la production végétale). **Dans le cadre de notre travail, nous utiliserons ce terme d'état macrobiologique du sol défini *via* les paramètres de structure du peuplement et de macroporosité.**

Le protocole mis en place dans cette seconde partie nous a donc permis d'acquérir une image de la porosité en deux dimensions. Si ce protocole est adapté à notre objectif, il ne permet pas cependant d'apprécier l'organisation spatiale du réseau de galeries et ses variations. En effet, l'observation de couches successives de sol, espacées en moyenne de 10 cm, ne peut rendre compte de la continuité des galeries ou encore de la connexion qui existe au sein d'un réseau. Une approche en trois dimensions du réseau est donc nécessaire.

Différentes méthodes ont été utilisées pour apprécier la morphologie en trois dimensions des galeries. Elles peuvent consister à enlever graduellement de fines couches de sol en notant à chaque couche la position, le diamètre et parfois l'orientation des macropores liés à l'activité des lombriciens

(Kretzschmar, 1978, 1989 ; Lightart *et al.*, 1993 ; Sveittrup *et al.*, 1997). Cette technique a permis de donner les premières images réalistes des réseaux de galeries, ainsi que leur évolution saisonnière et interannuelle. Cependant, cette méthode étant destructive, elle ne peut être couplée à des mesures physiques (écoulement hydrique ou diffusion gazeuse) sur un même échantillon. Par ailleurs, bien qu'ayant permis d'acquérir des résultats très pertinents, elle reste fastidieuse.

La géométrie des galeries peut aussi être appréciée par la technique du moulage, ceci étant réalisé avec différents matériaux : le plâtre de Paris (Green et Askew, 1965 ; Bouma *et al.*, 1982 ; Joschko, 1989), la résine (Rogaar, 1974), le latex (Garner, 1953 ; Joyner et Harmon, 1961), ou encore le polyurethane (Kobel-Lamparski & Lamparski, 1987). Cette technique du moulage, si elle est plus rapide que l'excavation de sol, limite généralement la description aux pores ouverts à la surface, et donc seulement à quelques types de galeries. De plus, elle est enfin très sensible au rebouchage ou à l'obstruction des galeries par les rejets, et pose de ce fait des problèmes de quantification et d'estimation de la variabilité des galeries ainsi décrites (Capowiez, 1999).

En 1972 une nouvelle technique était mise au point par Hounsfield en Angleterre, **la tomographie aux rayons X** qui a permis la production d'images médicales de haute précision. Depuis le début des années 80, cette technique a été utilisée dans le domaine de la science du sol pour mesurer la densité d'un sol et sa variabilité (Petrovic *et al.*, 1982), l'évolution de la densité suite à une compaction (Wellington & Vinegar, 1987, in Capowiez, 1999), la distribution spatiale de la teneur en eau en fonction de l'absorption racinaire (Hainsworth & Aylmore, 1983 in Capowiez, 1999), les cheminements préférentiels de flux marqués (Heijs *et al.*, 1995) et enfin la structure de la porosité du sol (Warner *et al.*, 1989).

L'utilisation de la tomographie pour l'étude des réseaux de galeries a débuté par les travaux de Joschko *et al.*, (1991, 1993) qui au-delà de la caractérisation en trois dimensions du réseau, ont permis d'apprécier son évolution temporelle. Ces travaux, réalisés dans des systèmes artificiels (microcosmes), ont mis en évidence tout l'intérêt de cette technique non destructive pour l'étude de la géométrie tridimensionnelle du réseau et de ses évolutions. Bien que cette technique soit relativement coûteuse, la qualité de l'information qu'elle procure explique le fort engouement qu'elle a ensuite suscité, aussi bien pour des études en microcosmes qu'en situations naturelles. Parmi les travaux réalisés en microcosmes, ceux conduits par Jégou *et al.*, (1998, 1999) et par Bastardie *et al.* (2003) ont permis de mettre en évidence les différences morphologiques des réseaux de galeries créés par deux espèces appartenant à la catégorie écologique des anéciques¹ (*A. giardi* et *L. terrestris*) et deux espèces appartenant à la catégorie écologique des endogés (*A. caliginosa* et *O. lacteum*). Ces études ont mis en évidence les variabilités morphologiques entre catégories écologiques, mais aussi au sein d'une même catégorie écologique. Les travaux de Capowiez *et al.* (2001) et de Jégou *et al.* (2001) ont présenté l'intérêt d'étudier l'influence des interactions entre deux espèces sur la morphologie des galeries. Malgré tout, les résultats obtenus par ces études, menées en conditions contrôlées, semblent encore difficiles à transférer au terrain. En effet, la taille du microcosme, la localisation de la ressource trophique à la surface du sol, la compaction non homogène du sol, ou encore le gradient d'hydromorphie des sols peuvent créer des biais dans le comportement des animaux. Et si ces études présentent l'intérêt de réduire le nombre de facteurs que l'on souhaite étudier, elles présentent aussi l'inconvénient d'en créer de nouveaux.

Parmi les travaux menés au terrain, Daniel *et al.*, (1997) ont pu étudier le réseau créé par *A. nocturna*. Capowiez *et al.*, (1998) se sont intéressés à l'évolution saisonnière du réseau de galeries, et Langmaak *et al.*, (1999) se sont centrés sur l'influence de la compaction du sol sur le réseau de galerie. Ces derniers travaux réalisés au terrain présentent l'avantage d'intégrer les variabilités

¹ Les catégories écologiques regroupent un ensemble d'espèces présentant des similitudes morphologiques et comportementales. Cette notion sera développée dans le chapitre 3 portant sur les lombriciens.

naturelles, mais ils ne permettent cependant pas de distinguer de manière précise la morphologie porale liée à une espèce en particulier. En effet, dans ces études, l'attribution des morphologies porales à une espèce se base sur l'espèce dominant le peuplement.

Des informations concernant les morphologies de réseaux naturels manquent donc encore aujourd'hui. Compte tenu de notre protocole qui nous permet de localiser précisément au terrain les espèces lombriciennes, notre troisième axe de recherche peut se formaliser par la question suivante :

AXE 3 :

- **Comment la géométrie des réseaux de galeries varie-t-elle en fonction des espèces lombriciennes présentes, des systèmes de culture et des conditions pédo-climatiques ?**

Le fonctionnement hydrique du sol

Le fonctionnement hydrique du sol est lié aux entrées et aux sorties d'eau dans le système sol (Musy & Souter, 1999). A la limite supérieure du sol, les entrées d'eau ont pour origine les précipitations et dans une moindre mesure les irrigations ou les écoulements superficiels. Une partie de cette eau pénètre dans le sol par *infiltration*, le reste s'*accumule* temporairement en surface en fonction notamment de la rugosité du milieu ou encore *ruisselle* en fonction de la pente (Lebissonais, 1988 ; Cheverry, 1998 ; Huang *et al.*, 2002 ; Lebayon *et al.*, 2002). Les sorties d'eau se font soit directement par *évaporation* depuis le sol, soit par *transpiration* des végétaux, ces deux types étant regroupés sous le terme d'*évapotranspiration*.

A la limite inférieure du sol, les échanges sol-eau et milieu extérieur s'effectuent avec une intensité moindre : les apports sont réalisés par *ascension* capillaire et les pertes par *drainage* ou *percolation profonde* (figure 3).

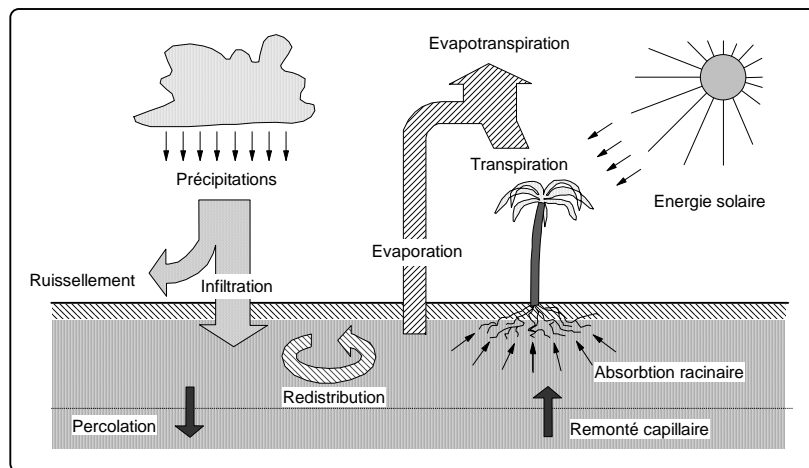


Figure 3 : Les principaux termes du bilan hydrique (Musy & Soutter, 1999)

L'infiltration, qui désigne donc le processus de pénétration d'un fluide dans les interstices d'un corps solide (Lozet & Mathieu, 1997), est influencée principalement par les caractéristiques intrinsèques du sol, à savoir sa texture, sa structure, et par les conditions dans lesquelles se déroulent le processus. En ce qui concerne l'influence de la texture, la recherche de corrélations avec l'infiltration n'a donné en règle générale que peu de résultats (Reutenauer, 1987). Au contraire, de nombreuses études ont mis en avant le rôle prépondérant joué par la structure (Anderson & Bouma, 1973 ; Beven & Germann, 1982 ; McKeague *et al.*, 1982 ; Lauren *et al.*, 1988 ; Widiatmaka, 1994).

En conséquence, les différentes porosités associées à l'activité des lombriciens vont être le siège de divers processus hydriques.

La microporosité (pores de diamètre équivalent $< 30 \mu\text{m}$, Luxmoore, 1981), observée au sein des déjections produites par les vers de terre va participer à la rétention en eau du sol, l'eau étant alors soit liée, soit capillaire et dans une moindre mesure une eau gravitaire à écoulement lent (Duchaufour, 1969).

La mésoporosité (pores de diamètres équivalent compris entre $30 \mu\text{m}$ et $1000 \mu\text{m}$, Luxmoore, 1981) qui est liée au dépôt des déjections lombriciennes dans le sol (porosité d'assemblage, Lamandé, 2003) va favoriser la rétention et l'infiltration de l'eau dans les sols, l'eau étant alors une eau de gravité à écoulement lent pour les pores inférieurs à $50 \mu\text{m}$, et à écoulement rapide pour les pores supérieurs à $50 \mu\text{m}$.

La macroporosité (pores de diamètre équivalent supérieur à 1 mm , Luxmoore, 1981) qui est associée aux réseaux de galeries, va aussi favoriser l'infiltration de l'eau dans les sols, l'eau étant alors une eau de gravité à écoulement rapide (Duchaufour, 1969).

Les premiers travaux ayant trait à la quantification de l'influence des galeries lombriciennes sur l'infiltration, semblent correspondre au travail d'Ehlers (1975) qui a permis de montrer que les galeries pouvaient conduire des quantités très importantes d'eau de la surface jusqu'à 1 à 2 m de profondeur. Cette étude pionnière a depuis été complétée par de nombreux travaux qui ont confirmé le fait que ces galeries puissent constituer des voies d'écoulement préférentiel (Bouma *et al.*, 1982 ; Edwards *et al.*, 1990 ; Schröder *et al.*, 1995 ; Lightart, 1996 ; Bouché & Al-addan, 1997 ; Shipitalo & Butt, 1999). L'impact des lombriciens sur le fonctionnement hydrique des sols semble donc être reconnu en système tempéré. Ces résultats portant sur les lombriciens sont par ailleurs complétés par d'autres travaux réalisés sous d'autres climats et portant sur l'influence d'autres organismes ingénieurs : l'importance de l'activité des termites sur l'infiltration en absence de couvert herbacé (Elkins *et al.*, 1986), le rôle de ces invertébrés sur le ruissellement (Léonard, 2000), ou encore le rôle des macropores créés par les fourmis sur le fonctionnement hydrique (Wang *et al.*, 1994).

L'ensemble de ces travaux et le nombre croissant de travaux réalisés sous divers climats renforcent bien l'idée que la faune du sol peut avoir un rôle non négligeable sur le fonctionnement hydrique des sols et sur les processus d'infiltration ou d'érosion, associés.

Malgré tout, en ce qui concerne la porosité lombricienne, bien que les études portant sur l'influence des galeries lombriciennes sur le fonctionnement hydrique semblent relativement bien documentées, il n'en demeure pas moins qu'un certain nombre de questions reste encore sans réponse. Notamment, il convient de préciser le rôle joué par les divers peuplements lombriciens et par les caractéristiques morphologiques des réseaux de galeries sur l'infiltration de l'eau dans les sols.

Notre dernier axe de recherche (AXE 4) essaye donc de traduire l'interaction lombricien-porosité en fonctionnement du sol :

Quelle est l'influence de cette interaction sur le fonctionnement hydrique des sols et plus particulièrement sur l'infiltration ?

Dans quelle mesure la structure du peuplement lombricien influence-t-elle ce fonctionnement hydrique ?

Peut-on identifier des paramètres morphologiques des réseaux de galeries qui soient discriminants dans ce fonctionnement hydrique ?

Ce mémoire est articulé en 5 chapitres.

Le chapitre 1 sera consacré aux sites d'étude ainsi qu'aux caractéristiques des différents systèmes culturaux. Les lombriciens étant une composante commune à l'ensemble de notre travail, nous dresserons dans ce chapitre la liste des différentes méthodes d'extraction des lombriciens de manière à justifier notre protocole.

Le chapitre 2 (AXE 1) sera consacré à l'étude de l'influence des systèmes culturaux et des conditions pédo-climatiques sur le peuplement lombricien. Du point de vue de la réflexion méthodologique, nous discuterons les résultats issus de deux méthodes d'extraction (extraction au formol et tri manuel).

Le chapitre 3 (AXE 2) sera consacré à l'étude de la relation entre les peuplements lombriciens et la porosité observée au terrain sur les différents horizons agro-pédologiques d'un profil de sol. Après avoir détaillé le protocole employé, une description des profils de sol sera présentée, nous permettant ainsi de définir les horizons sur lesquels la quantification de la porosité sera réalisée.

Le chapitre 4 (AXE 3) sera consacré à l'étude de la relation entre les peuplements lombriciens et la morphologie tridimensionnelle des réseaux de galeries générées par ces individus.

Le chapitre 5 (AXE 4) sera consacré à l'étude de l'influence de l'interaction entre les peuplements lombriciens et la macroporosité sur le fonctionnement hydrique des sols.

Chapitre 1

Sites d'étude et méthodes

Chapitre 1

Sites d'étude et méthodes

1. Introduction

D'un point de vue pédologique, la Bretagne est une véritable mosaïque au sein de laquelle quelques types de sols apparaissent majoritaires. Parmi la forte disparité géologique observée, les roches mères sont principalement des schistes primaires, des granites, des gneiss et des micaschiste, des grès et des limons éoliens. Notre étude a été réalisée sur deux substrats : **un substrat granitique** et **un limon** (développé sur schiste).

La Bretagne est aussi caractérisée par une forte variabilité climatique au sein de laquelle les précipitations annuelles peuvent varier quasiment du simple au double entre le Bassin de Rennes (700 mm/an) localisé à l'Est et la région quimpéroise (1060 mm) localisée à l'Ouest. Conscients de l'influence d'un tel paramètre sur la faune du sol, que cette influence soit directe (apport variable de la quantité d'eau) ou indirecte (modification de l'évolution du sol), et dans la volonté d'apprécier la variabilité régionale, nous avons défini **deux contextes pédo-climatiques** contrastés pour notre étude : l'un situé à l'**Ouest de la Bretagne** dans le Finistère (substrat granitique, pluviométrie élevée) et l'autre situé à l'**Est** en Ile et Vilaine (substrat limoneux, pluviométrie faible).

Du point de vue économique, la filière agricole et alimentaire occupe une place importante dans l'économie régionale de la Bretagne. L'agriculture régionale (sylviculture et pêche comprises) représente 9% de l'emploi total contre seulement 3.4% en France. En termes de surface, sur un territoire régional de 2,750 millions d'hectares, 1,8 millions correspondent à des surfaces agricoles utilisées (Agreste, 2001).

L'agriculture bretonne se caractérise par sa spécialisation dans les productions animales : en 2000, sept exploitations sur 10 ont une activité principalement tournée vers l'élevage. Ces unités représentent les $\frac{3}{4}$ des surfaces et du potentiel économique agricole. Au sein de cette production animale, **l'élevage laitier** continue de constituer la toile de fond de l'agriculture bretonne, représentant 32% des activités. Cette activité caractéristique a engendré des modes de production en adéquation avec les demandes des animaux et notamment en ce qui concerne l'alimentation : sur l'ensemble de la surface régionale, 307 000 ha servent à la production de fourrages annuels, 491 000 ha correspondent à des prairies artificielles ou temporaires et 241 000 ha restent toujours enherbés (prairie permanente).

Intégrant ce contexte régional, le choix des modalités de notre étude s'est porté sur une **monoculture maïs fourrage** et une **prairie permanente**, et bénéficiant d'un cadre expérimental très complet dans le Finistère, une **prairie temporaire** (prairie de rotation où alternent 3 années de prairies et 1 année de maïs-fourrage) a aussi été étudiée.

Le choix de deux sites d'étude en Bretagne et de trois systèmes de culture va permettre d'apprécier, l'influence sur le fonctionnement biologique et physique du sol, d'une variabilité agro-pédo-climatique régionale.

2. Sites d'étude

2.1 Présentation des sites d'étude et des modalités étudiées

La partie expérimentale s'est déroulée sur deux sites (figure 4):

- le site **expérimental de Quimper-Kerbernez** est situé dans le Finistère sud et développé sur un substrat granitique,
- le site **de Rennes** est localisé en Ille et Vilaine, développé sur limon profond, et il est constitué de deux zones d'étude : la parcelle de Champ-Noël et la parcelle de Pacé.

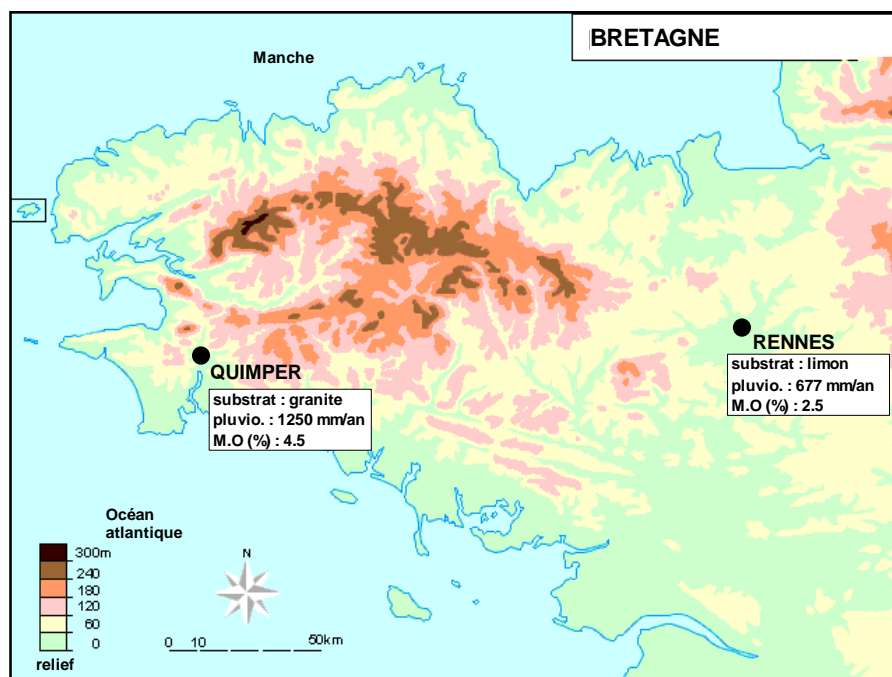


Figure 4 : Localisation des sites d'étude

2.11 Site expérimental de Quimper

2.111 Caractéristiques générales du site

Le site expérimental de Quimper est localisé sur la commune de Plomelin, située à une dizaine de kilomètres au sud-ouest de Quimper (Finistère), sur la station expérimentale du Lycée horticole de Kerbernez (latitude 47°57'N, longitude 4°8'W). Ce site expérimental de l'INRA comprend deux essais: (i) l'essai "rotation" sur laquelle la monoculture maïs ainsi que la prairie de rotation (appelée "prairie temporaire") sont étudiées, (ii) l'essai "lysimétrique" sur laquelle la prairie permanente est étudiée (figure 5, annexe 1).

- **Essai rotation** : ce dispositif expérimental, d'une surface de 3650 m² a été mis en place en 1978 dans l'objectif d'acquérir des références agronomiques sur les principales rotations prairiales rapides en comparaison avec quelques rotations témoin (Simon, 1990). Le suivi régulier du dispositif permet d'avoir une parfaite connaissance des antécédents culturels ainsi que de l'évolution des conditions agro-mésologiques du milieu.

Descriptif : ce dispositif est constitué de 3 blocs correspondant à des répétitions, subdivisés en 24 parcelles élémentaires (9 m X 16 m) et permet l'étude de trois types de rotations fourragères : annuelles, biennales et de longue durée ; les rotations de longues durées intégrant du ray-grass définissent des prairies permanentes ou temporaires (Tableau 2).

Tableau 2 : Liste des rotations étudiées sur le site de Kerbernez
(RGI : ray-grass italien, RGA : ray-grass anglais). (En gras = modalités étudiées dans cette étude)

Type de rotation	Caractéristiques	Code
Annuelles	Monoculture maïs (fertilisation minérale)	A
	Monoculture maïs (lisier)	B
Biennales	Maïs + RGI (6 mois)	C
	Maïs + RGI (18 mois)	D
	Maïs + RGI (12 mois)	E
	Maïs + Blé + RGI (6 mois)	F
	Maïs + pois + RGI (6 mois)	G
	Escourgeon + RGI x Trèfle violet (TV)	H
Longue durée	RGA permanent (prairie permanente)	I
	RGA (3 ans) + Maïs (lisier) (prairie temporaire)	J
	TV (2 ans) + escourgeon + brome x luzerne (4 ans) + maïs	K

Compte tenu de la variabilité spatiale pédologique du dispositif (notamment la profondeur de sol), notre étude est réalisée sur la monoculture maïs + lisier (B) du bloc 4 et la prairie temporaire (J) du bloc 2.

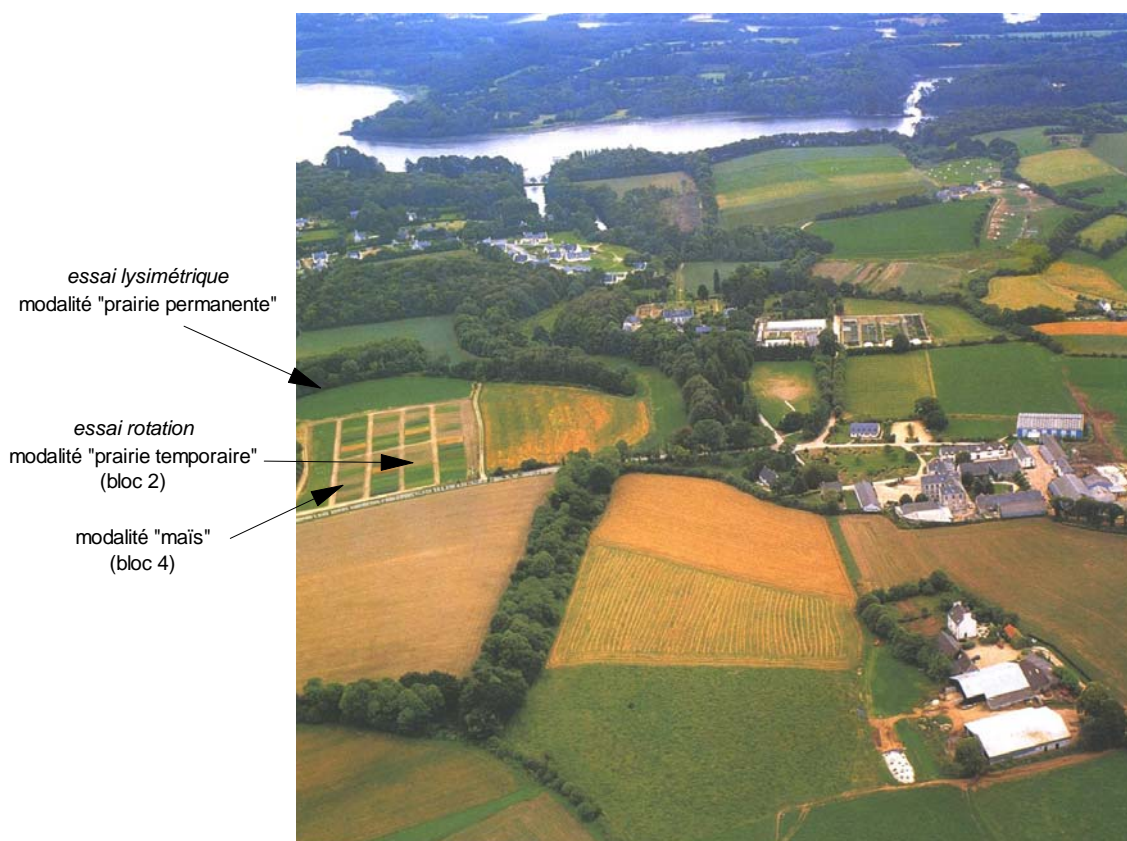


Figure 5 : Dispositif expérimental de Kerbernez (Quimper) comprenant les essais "rotation" et "lysimétrique"

- **Essai "lysimétrique"** : cette deuxième partie expérimentale gérée en **prairie permanente** présente une surface de 1,5 hectares ; elle a été mise en place en 1989 dans l'objectif d'améliorer les connaissances sur les pertes d'azote nitrique sous prairie pâturée (Simon et Le Corre, 1996).

Descriptif : la zone prairiale est subdivisée en deux parties : une partie semée en ray-ras pur fertilisé et l'autre en association ray-gras anglais trèfle blanc. Les deux zones sont équipées de lysimètres et pâturées par des génisses. Notre zone d'étude est localisée dans la parcelle en association, dans la partie non équipée de lysimètres.

2.112 Caractéristiques géologiques, pédologiques et climatiques

Géologie et topographie

Le site de Quimper est situé sur un substrat de type leucogranodiorite de Plomelin, roche magmatique plutonique calco-alcaline saturée, à grain moyen à grossier (0.25 à 1 mm). Le substratum est profondément arénisé.

Le site est localisé sur un plateau traversé par des vallées encaissées. Le plateau se situe à une altitude de 40m et présente une faible pente (3%).

Pédologie

Le sol est de type BRUNISOL oligo-saturé humifère développé sur une arène granitique (arène de la leucogranodiorite) (Baize et Girard, 1995, *in* Lamandé, 2003). En termes d'hydromorphie, le sol est bien drainé, ne laissant pas apparaître de traces d'hydromorphie. Les horizons se succèdent selon le schéma suivant : (i) un horizon de labour (LA) riche en matière organique entre 0-25 cm, (ii) un horizon structural de transition enrichi en matière organique jusqu'à 40 cm de profondeur, (iii) enfin

un horizon structural (S) à structure polyédrique et à sous structure grumeleuse qui repose sur une arène granitique.

La profondeur varie entre 50 et 120 cm (profondeur d'apparition de l'arène), définissant un sol moyennement profond à profond (Rivière *et al.*, 1992)².

De texture sablo-limoneuse, le sol est riche en éléments grossiers et en matière organique (tableau 3). La texture, relativement homogène sur l'ensemble des modalités étudiées, est cependant plus sableuse en prairie permanente, et plus limoneuse en prairie temporaire. Un gradient des teneurs en matière organique est observé, la prairie temporaire présentant une teneur en matière organique sensiblement supérieure aux deux autres modalités. Les valeurs de pH présentent une certaine variabilité, l'acidité la plus notable étant observée en prairie temporaire. En ce qui concerne la teneur en cuivre, les valeurs les plus importantes sont observées sur la monoculture maïs et sur la prairie temporaire, ce qui pourrait être lié à l'apport de lisier dans ces deux modalités.

Tableau 3 : Caractéristiques physico-chimiques des modalités d'étude sur le site de Quimper (horizon 0-30cm)

	Argile (<2µm) (%)	limon fin (2-20µm) (%)	Limon grossier (20-50µm) (%)	Sable fin (50-200µm) (%)	sable grossier (200-2000µm) (%)	Matière organique (%) (N X 20)	C/N	pH _{eau}	Cu (EDTA) (mg/kg)
Monoculture- maïs	16.1	21.4	20.4	13.2	28.9	4.13	11.2	6.2	4.26
Prairie temporaire	17.7	19.6	23.6	13.1	26.6	5.53	10.4	5.65	4.56
Prairie permanente	17	18.1	19.3	13,9	31,7	4.46	10.5	5.9	3.5

Climat

Le site de **Quimper** est soumis à un climat de type océanique, marqué par la proximité de la mer (12 km). Il se caractérise par une forte pluviosité : le site reçoit annuellement en moyenne 1251 mm d'eau. Les températures sont douces et ne présentent pas de grandes variations saisonnières avec un minima moyen hivernal de 8.1 °C, un maxima moyen estival de 15°C et une température moyenne annuelle de 11.4 °C.

Les moyennes mensuelles des températures et des précipitations sont représentées pour l'année précédant notre étude et l'année de notre étude sur la figure 6.

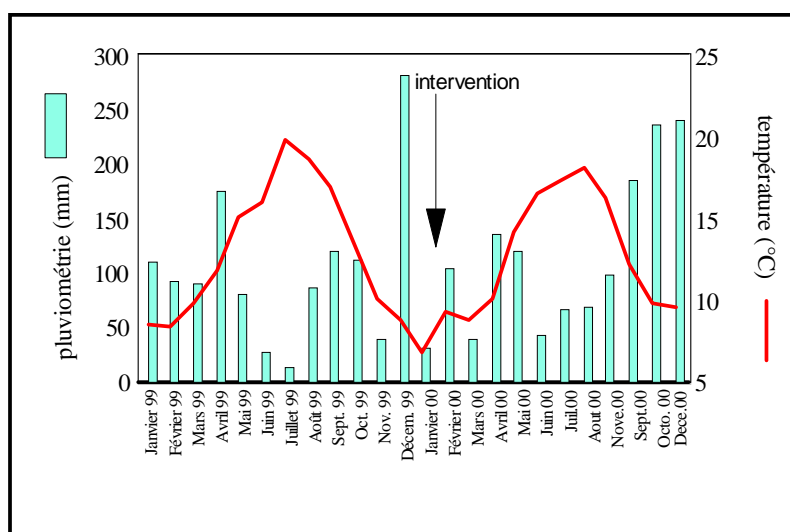


Figure 6 : Diagramme ombrothermique de janvier 1999 à décembre 2000 sur la région de Quimper

² Code tarière : B.G_{ai}1/2 (Rivière *et al.*, 1992)

L'année 1999 fut une année chaude faisant partie des 5 années les plus chaudes depuis 50 ans, avec une température moyenne annuelle de 1 °C supérieur à la normale (12.3 °C), un minima en janvier (8.5 en moyenne) et un maxima en juillet (19.8 °C en moyenne). Malgré tout, ce fut une année humide avec des événements pluvieux très irréguliers et notamment un grand nombre d'orages ayant lieu de mai à octobre, un minima en juillet (12 mm) et des pluies exceptionnelles en décembre (276 mm).

En 2000, janvier fut un mois sec avec une pluviométrie mensuelle inférieure à la normale (27,5 mm), les températures douces du début du mois (10°C) accusent une baisse importante dès la deuxième semaine atteignant un minima quotidien de 0,85 °C et de nombreuses gelées sont observées. Février fut un mois doux avec une pluviométrie importante et peu de gelées. Mars fut ensoleillé, les températures étaient voisines de la normale.

Sur ces deux années, la répartition saisonnière des précipitations est contrastée (schéma classique de la région quimpéroise) : l'automne et l'hiver sont très pluvieux et l'évapotranspiration est faible pendant ces deux saisons, d'où un fort lessivage potentiel des éléments minéraux.

Notre étude de terrain a été réalisée pendant la période du 24 février au 24 mars 2000.

2.12 Site expérimental de Rennes

2.121 Caractéristiques générales du site

Le site expérimental de Rennes est constitué de deux zones d'étude : la parcelle de Champ-Noël et la parcelle de Pacé. Ces deux parcelles sont distantes de 2 kilomètres. Alors que l'une est une parcelle expérimentale de l'INRA, l'autre appartient à un particulier (figure 7).

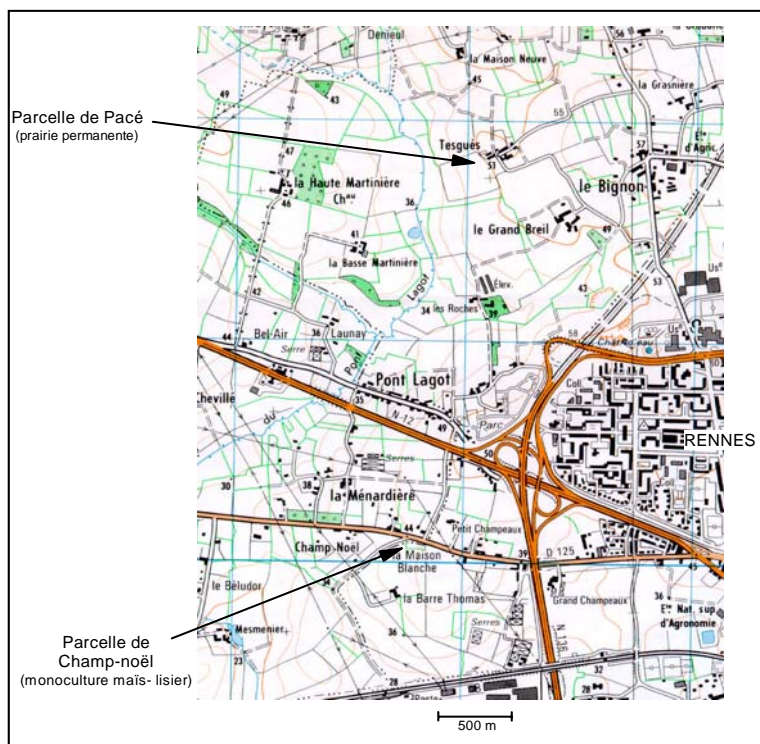


Figure 7 : Localisation des parcelles de Champ-Noël et de Pacé du site de Rennes

Notre choix pour ces deux parcelles est justifié par trois raisons : 1) l'homogénéité pédologique ceci en termes de substrat géologique et surtout d'état d'hydromorphie caractérisant dans les deux situations un sol sain (homogénéité pédologique indispensable dans le cadre de notre étude), 2) la faible distance entre les deux sites rennais autorisant ainsi à les considérer comme soumis aux mêmes contraintes climatiques, et enfin 3) la rigueur du suivi de la parcelle appartenant au particulier, qui nous permet d'avoir accès à son historique culturel.

• **Parcelle de Champ-Noël**

La parcelle expérimentale de Champ-Noël est située à 1 km à l'ouest de Rennes, sur la commune de Vezin-le-Coquet. Ce site expérimental de l'INRA, d'une surface de 0,5 hectares a été mis en place en 1993 dans l'objectif d'établir une évaluation environnementale des apports d'effluents d'élevage sur diverses cultures annuelles (figure 8A). Le suivi régulier du site a permis de générer une banque de données sur un long terme de l'évolution des conditions agro-mésologiques du milieu (Morvan, 1999).

Description du dispositif : ce dispositif est constitué de 15 parcelles élémentaires (6 m x 25 m) sur lesquels sont testés des apports annuels de lisier de porc ou de fumier de bovins frais appliqués sur des monocultures maïs ou sur des rotations maïs-blé, comparés à une fertilisation minérale témoin.

Notre étude est réalisée sur la modalité **maïs fourrage + lisier de porc** (parcelle élémentaire n°4).

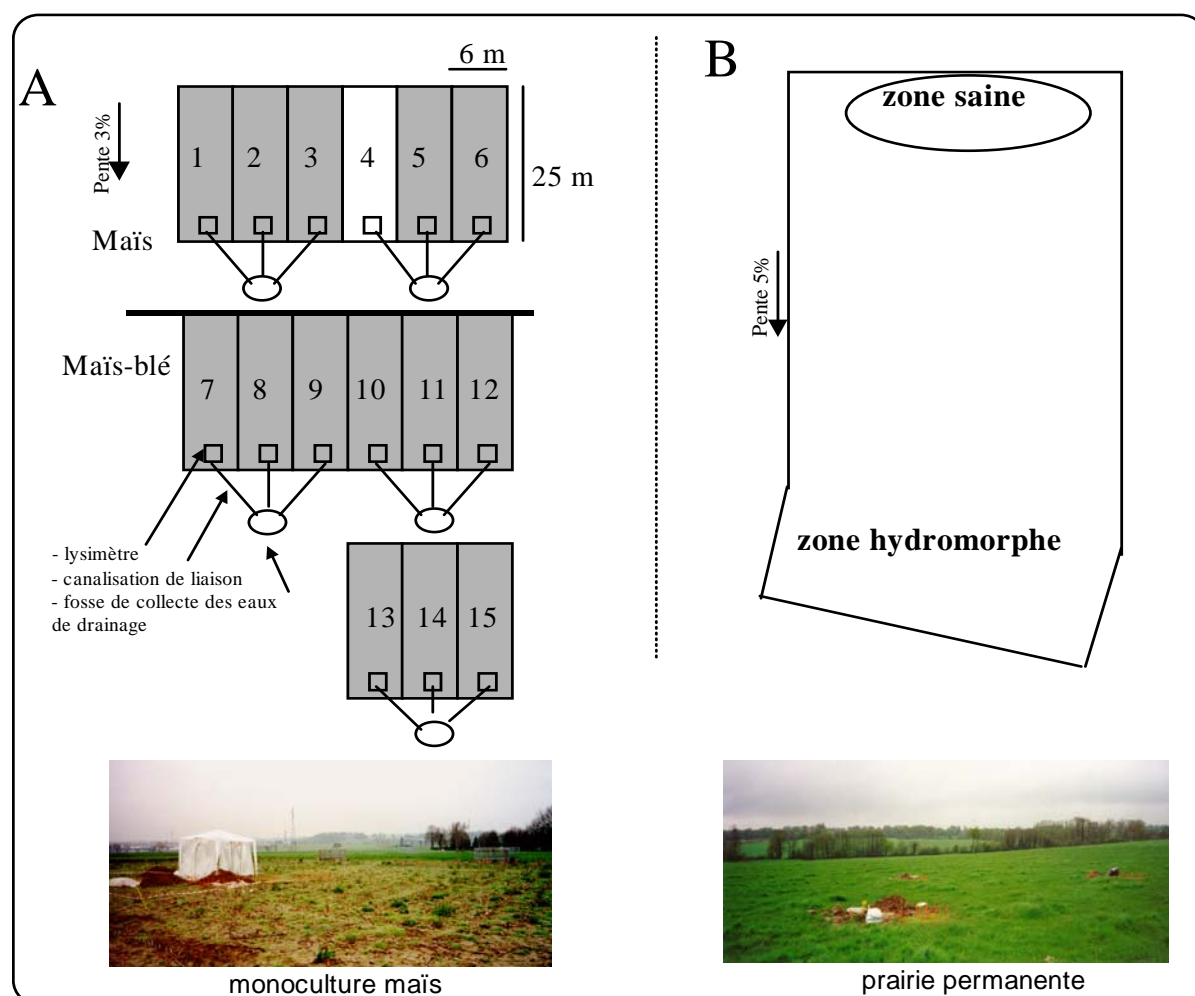


Figure 8 : Descriptif du dispositif expérimental de Champ-Noël (A) et de la parcelle de Pacé (B) du site de Rennes

- **Parcelle de Pacé**

La parcelle de Pacé (figure 8B), gérée en **prairie permanente**, est située à 2 km au nord-ouest de Rennes, sur la commune de Pacé (lieu dit "Tesgué"). Elle appartient depuis 2000 à un particulier, monsieur Mogis Jean, agriculteur agrobiologique laitier, alors qu'elle appartenait depuis une quarantaine d'années à monsieur Barbier, exploitant laitier en conventionnel. L'exploitation de ce dernier, d'une surface de 21 hectares a été mise en toute herbe à partir de 1992. Avant cette date, la parcelle étudiée était en céréales (blé/maïs).

Description du site : d'une surface de 1 hectare, l'ensemble de la prairie présente un gradient d'hydromorphie lié à la topographie et à la présence d'un cours d'eau en contrebas, définissant ainsi deux zones : une zone bien drainée en amont et versant ($\frac{3}{4}$ de la surface) et une zone hydromorphe en aval.

→ notre choix s'est porté sur la **prairie permanente sur sol sain**.

2.122 Caractéristiques géologiques, pédologiques et climatiques

Géologie et topographie

Le substrat géologique des deux sites est un schiste briovérien, schiste altéré, argileux, imperméable. Il s'étend en un vaste plateau sous forme d'une longue voûte anticlinale (carte géologique de Rennes au 1/80.000, 3^{ème} édition), recouvert par un épais revêtement limoneux éolien résultant du remaniement des coulées de solifluxion quaternaire.

Concernant la topographie, la parcelle de Champ Noël présente une pente légère de 3 % ; celle de Pacé se subdivise en deux zones : une première zone, amont et versant, couvrant $\frac{3}{4}$ de la surface et qui présente une pente de 4,5 %, puis une seconde zone, en contrebas qui présente une pente de 1,5% (zone en aval).

Pédologie

- **Parcelle de Champ Noël (monoculture maïs)**

Le sol est de type BRUNISOL faiblement lessivé (pouvant peut-être correspondre à un NEOLUVISOL tronqué). En termes d'hydromorphie, quelques traces très légères peuvent être observées à la base de l'horizon de labour, pouvant être liées à un engorgement temporaire ; cet engorgement est dû soit à une teneur en eau élevée au cours des mois les plus pluvieux et un engorgement au-dessus de la semelle de labour, soit indirectement, à des phénomènes de prises en masse réduisant la macroporosité du sol (Heddadj *et al.*, 1995). Ce sol est cependant considéré comme bien drainé. Les horizons se succèdent selon le schéma suivant : (1) un premier horizon, horizon repris de labour (LA) d'une épaisseur de 24 cm en moyenne, subdivisé en trois parties : une première partie observée sur les 3 premiers centimètres présente une structure lamellaire, puis une zone correspondant au repris de labour est observée jusque 12 cm de profondeur, suivie d'une zone à une structure polyédrique subanguleuse témoignant de la profondeur de labour ; puis (2) une semelle de labour d'une épaisseur de 4-8 cm ; et enfin (3) un horizon structural d'une profondeur variant entre 70 et 90 cm (variation de profondeur pouvant être due à la forme en créneau de l'altérite de schiste (Cros-Cayot, 1996)).

La profondeur de sol varie entre 75 à 100 cm, définissant un sol profond (Rivière *et al.*, 1992)³.

³ Code tarière : L.C1 (Rivière *et al.*, 1992)

De texture limoneuse, le sol présente un taux de matière organique faible, un pH relativement élevé et une teneur en cuivre supérieure aux valeurs souhaitables définies par le laboratoire d'analyse⁴, sans pour autant atteindre un seuil toxique défini par ce laboratoire (Tableau 4).

- **Parcelle de Pacé (prairie permanente)**

Le sol est de type LUVISOL. Quelques traces d'hydromorphie, relatives au fonctionnement du sol⁵, apparaissent en profondeur (à 65 cm) ; la faible importance de cette hydromorphie définit cependant un sol bien drainé.

Les horizons se succèdent suivant le schéma : (1) un premier horizon, horizon LA organo-minéral riche en matière organique d'une épaisseur moyenne de 30 cm, subdivisé en 3 parties : sous le mat⁶ racinaire d'une épaisseur moyenne de 6 cm, apparaît une semelle de piétinement d'une épaisseur moyenne de 4 cm présentant une structure massive et au sein de laquelle un grand nombre de microsites hydromorphes sont observés, cette semelle de piétinement couvre un horizon à structure grumeleuse, puis (2) se distinguent les vestiges d'une semelle de labour présentant une alternance de zones à structure massive et zones à structure grumeleuse, puis (3) un horizon E, horizon d'éluviation d'une épaisseur moyenne de 20 cm qui repose sur (4) un horizon de transition E/Bt d'une épaisseur moyenne de 15 cm qui présente quelques traces d'hydromorphie, et qui réalise la transition avec (5) un horizon Bt, horizon d'accumulation d'une épaisseur moyenne de 15 cm présentant une texture sensiblement plus argileuse que les horizons précédents, mais sur lequel aucune trace d'hydromorphie n'est observée ; ce dernier horizon repose sur (6) un horizon Bt/C qui apparaît en moyenne à 95 cm de profondeur, présente une texture limoneuse avec de très petites plaquettes de schiste altéré, friable.

La profondeur de sol est supérieure à 120 cm, définissant un sol profond (Rivière *et al.*, 1992)⁷.

Le sol présente une texture limono-argileuse, un taux de matière organique faible, un pH relativement élevé et une teneur en Cuivre supérieure aux valeurs souhaitables définies par le laboratoire d'analyse, sans pour autant atteindre le seuil toxique défini par le laboratoire (Tableau 4).

Tableau 4 : Caractéristiques physico-chimiques des modalités d'étude sur les sites de Rennes (horizon 0-30cm)

	Argile (<2µm) (%)	Limon fin (2-20µm) (%)	Limon grossier (20-50µm) (%)	Sable fin (50-200µm) (%)	sable grossier (200-2000µm) (%)	Matière organique (N x 20) (%)	C/N	pH _{eau}	Cu (EDTA) (mg/kg)
Maïs	15.1	23.5	47.6	8.3	5.5	2.5	8.4	6.2	5.3
Prairie permanente	19.5	27.3	35.2	10.9	7.2	3.2	8.6	6.4	5.5

Climat (source Météo France)

Le climat local est de type océanique, cependant moins marqué que sur Quimper, l'hiver y étant légèrement moins doux, l'été sensiblement plus chaud et la pluviométrie plus faible : les températures ne présentent pas de grandes variations saisonnières avec un minima moyen hivernal de 7.6 °C et un maxima moyen estival de 15.9°C, la température moyenne annuelle étant de 10.4 °C, et la région rennaise reçoit annuellement en moyenne 677 mm d'eau (figure 9)

⁴ Laboratoire d'Analyse Départemental de Combours

⁵ Nous faisons ici une distinction entre l'hydromorphie associée au fonctionnement du sol et celle relative à un tassement lié à une activité anthropique (piétinement des animaux par exemple)

⁶ Mat : terme anglais signifiant natte

⁷ Code tarière : L.L1 (Rivière *et al.*, 1992)

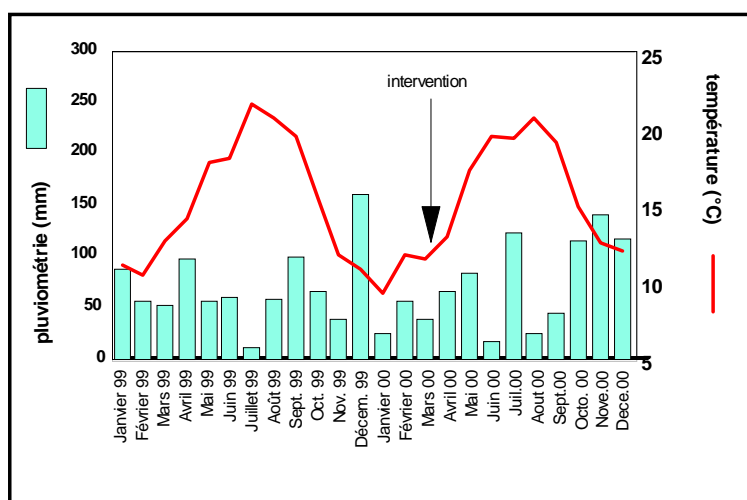


Figure 9 : Diagramme ombrothermique de janvier 1999 à décembre 2000 sur la région de Rennes.

L'année 1999, précédant notre échantillonnage, fut une année très chaude faisant partie des 5 années les plus chaudes depuis 50 ans, avec une température moyenne annuelle de 1.5 °C supérieur à la normale (12.9 °C), un minimum en février (6.8 °C en moyenne) et un maximum en juillet (20.8 °C en moyenne). Malgré tout, ce fut une année humide avec des événements pluvieux très irréguliers et notamment un grand nombre d'orages ayant lieu de mai à octobre, un minimum en juillet (11.2 mm) et un maximum en décembre (160.4 mm) (figure 7).

En 2000, janvier fut un mois sec avec une pluviométrie de 24.6 mm, les températures douces du début du mois accusent une baisse importante en fin de mois avec de fortes gelées. Février fut un mois doux avec peu de gelées, une pluviométrie peu importante (55.6 mm) dont les événements pluvieux sont essentiellement observés en fin de mois. Mars fut ensoleillé, peu pluvieux (38.8 mm), les températures étaient voisines de la normale. Avril fut pluvieux (66.2 mm) et les températures (9.9 °C en moyenne) légèrement en dessous de la normale. Mai est caractérisé par des températures clémentes (15.3 °C en moyenne) mais très peu d'ensoleillement et une forte pluviométrie (83.6 mm) s'exprimant par de fréquents orages.

Notre étude de terrain a été réalisée pendant la période du 31 mars au 26 avril 2000.

2.13 Synthèse des sites et des modalités

Deux contextes pédo-climatiques : Finistère (Quimper) et Ille et Vilaine (Rennes),

Trois systèmes culturaux :

- sur les deux sites, nous avons étudié une prairie permanente pâturée et une monoculture maïs (fertilisée par du lisier),
- sur le site de Quimper nous avons aussi étudié une prairie temporaire (fertilisée par du lisier) issue d'un système en rotation où alternent 3 ans de prairie et un an de maïs temporaire (notre étude a été menée sur la phase prairiale âgée de un an)

Les caractéristiques importantes des sites d'étude et des modalités étudiées sont reportées dans le tableau 5.

Tableau 5 : Synthèse des sites d'étude et de leurs caractéristiques (nomenclature des modalités en gras)

Site	Localisation	Climat	Pédologie	Physico-chimie	Modalités
Quimper	Ouest Bretagne	Puvio : 1060 mm/an	Sol brun sain	Texture sablo- limoneuse	- Monoculture maïs –fourrage (lisier) QML
		Temp. : 11.4 °C	Moyennement profond à profond (50-100 m)	MO : 4.1 – 5.3	- Prairie temporaire (lisier) QPT
			Développé sur arène granitique	pH : 6	- Prairie permanente (pâturage) QPP
Rennes	Est Bretagne	Puvio : 677 mm/an	Sol brun sain	Texture limoneuse	- Monoculture maïs-fourrage (lisier) RML
		Temp. : 10.4 °C	Profond (> 1 m)	MO : 2.2-3	- Prairie permanente (pâturage) RPP
			Développé sur limon profond	pH : 6	

2.2 Description des interventions culturales

La description des interventions culturales doit permettre une meilleure compréhension des interactions entre la faune du sol et les caractéristiques physiques, notamment en ce qui concerne les structures du sol engendrées par le travail du sol. L'ensemble des interventions est reporté sur la figure 10.

2.21 Site de Quimper

2.211 Monoculture maïs, lisier (QML)

Cette monoculture maïs-fourrage était mise en place depuis 22 ans lors des mesures.

Les interventions culturales sur cette modalité sont de cinq types :

- une fertilisation organique annuelle, a lieu sur sol nu au printemps (avril-mai) : **lisier de porc** (50 m³/ha/an).
- un travail du sol, fait suite à la fertilisation : correspond à un labour avec charrue (15 cm de profondeur) suivi d'un passage d'un rota-labour (10 cm profondeur)
- le semis, réalisé au semoir quelques jours après le travail du sol
- un traitement phytosanitaire réalisé en post-levé par tracteur + rampe (quelques jours après semis) : atrazine (2l de matière active/ha) + lasso⁸ (5l/ha)
- une récolte réalisée par ensileuse (associée à un tracteur)

2.212 Prairie temporaire (QPT)

Cette rotation était mise en place depuis 22 ans lors des mesures. La rotation s'organise suivant le roulement 1 an maïs/ 3 ans prairie. Notre étude a été réalisée sur la prairie âgée d'un an. La composition floristique se limite à un Ray-gras Anglais semé. Aucun pâturage n'y est réalisé.

⁸ "lasso" (nom commercial), alachlore (matière active)

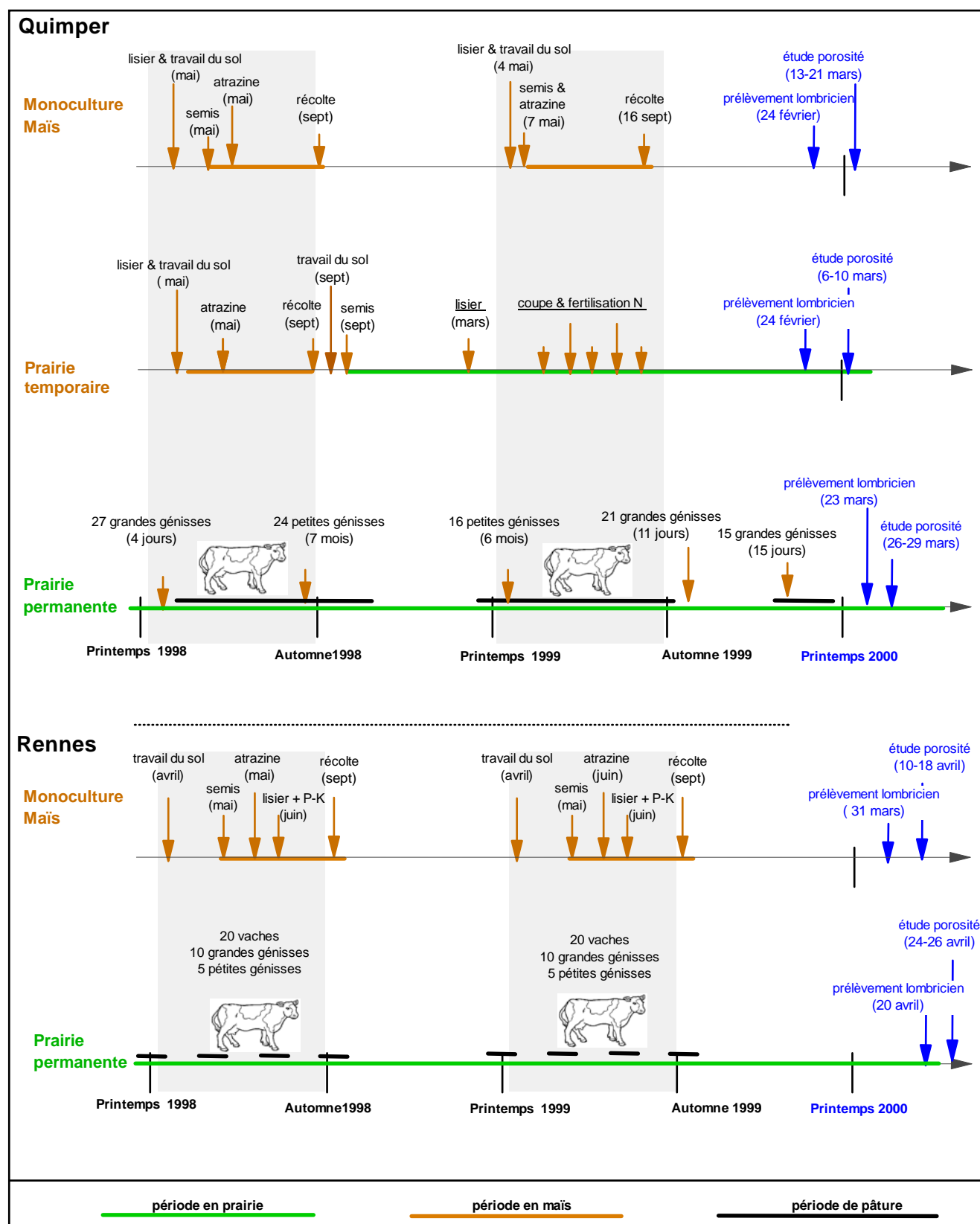


Figure 10 : Bilan des interventions culturales sur les sites de Quimper et de Rennes

Les interventions culturales y sont du même type que celles décrites pour la monoculture maïs, lorsque la modalité est en maïs.

En phase prairiale, les interventions sont de trois types :

- la mise en place de la prairie : après récolte du maïs, un travail du sol est effectué en septembre (labour sur 15 cm de profondeur + roto-herse sur 10 cm de profondeur), suivi d'un semis au semoir et d'un passage de rouleau. Cette phase a lieu tous les 4 ans.
- une fertilisation organique, réalisée au mois de mars (12 mars) : **lisier de porc** (50 m³/ha/an)

une succession de coupes et de fertilisations azotées (2,5 kg, 50 U) : 5 événements entre le mois de mars et novembre (respectivement 28 avril, 31 mai, 30 juin, 10 août, 16 novembre). Les interventions sont réalisées à la machine.

2.213 Prairie permanente (QPP)

La prairie permanente, composée de ray-gras anglais et trèfle blanc, était âgée de 9 ans lors des mesures. Elle est pâturée par un troupeau de génisses de grande taille (600 kg), ainsi que par un troupeau de génisses de petite taille (200 kg). La fréquence de pâture est variable dans le temps et est définie comme suit :

- 1998 : 27 grandes génisses présentes du 6-04 au 9-04 / 24 petites génisses présentes du mois de Mai au mois de Novembre.
- 1999 : 21 grandes génisses présentes du 6-10 au 11-10 et du 20-11 au 24-11 / 16 petites génisses présentes du 6-04 au 9-10
- 2000 : 15 grandes génisses présentes du 17-02 au 23-02 et du 14-04 au 20-04 / 12 petites génisses présentes d'avril à Octobre.

2.22 Site de Rennes

2.221 Monoculture maïs, lisier (RML)

Cette monoculture maïs-fourrage était mise en place depuis 8 ans lors des mesures.

Les interventions culturales sur cette modalité sont de cinq types :

- un travail du sol correspondant à un labour durant la première quinzaine d'avril, sur une profondeur de 25-30 cm, suivi d'une reprise de labour avec une herse rotative, juste avant le semis, sur une profondeur de 20 cm.
- le semis qui a lieu entre le 25/04 et le 5/05
- un désherbage post levée Clarck (25% atrazine, 11.7 % bromoxynil) 3 kg/ha réalisé mi-mai ou début juin, parfois complété par un second désherbage fin juin. Utilisation d'un épandeur à rampe de 24 m.
- une fertilisation azotée (pulvérisation manuelle) par du **lisier de porc** à dose agronomique se basant sur le bilan prévisionnel (apport de 55 m³/ha en 1999) : la dose de lisier de porc est calculée en utilisant un coefficient d'équivalence-engrais prenant en compte les pertes gazeuses et la disponibilité partielle de l'azote organique (Fauvel et Morvan, 1998). Elle est réalisée au stade 5-6 feuilles (première quinzaine de juin) :

apport en plein suivi d'un enfouissement avec bineuse, appliqué sur l'ensemble de la parcelle, et ayant pour objectif également d'améliorer l'état structural en surface.

- une récolte fin septembre (plante entière) réalisée par ensileuse 6 rangs⁹.
- aucun travail du sol n'est réalisé entre la récolte et le labour de la saison suivante.

2.222 Prairie permanente (RPP)

La prairie permanente, composée de ray-gras anglais et trèfle blanc (50%, 50%), était âgée de 8 ans lors des mesures. Elle est pâturée en moyenne par un troupeau de 20 vaches (900 kg), et par une quinzaine de génisses dont 10 de grande taille (600 kg) et 5 de petite taille (200 kg). Du fait de la forte proportion de trèfle blanc dans la composition floristique, la fréquence de pâturage sur la parcelle a été limitée afin de diminuer les risques de problèmes de santé chez les animaux. De fait, le troupeau qui est au champ de la mi-mars au mois de novembre, se retrouve sur la parcelle 4 fois par an.

Tableau 6 : Bilan des apports annuels de phytosanitaires et de fertilisants sur les sites

Apports	Quimper		Rennes
	Maïs lisier (QML)	Prairie temporaire (QPT)	Maïs lisier (RML)
Atrazine	2 l/ha	0	0.750 (kg/ha)
Autres phytosanitaires	5l/ha (alachlore)	0	0.350 (bromoxynil)
Lisier			
<i>Valeurs moyennes sur 5 ans</i>			
- dose d'apport (m ³ /ha)	50	50	32
- C _{org} (kg/ha)	1022	321	760
- N _{org} (kg/ha)	167	117	71
- NH ₄ (kg/ha)	132	99	106
- C/N	6.1	2.74	10.7
- Cuivre (kg/ha)	0.37	0.12	
<i>Valeurs 1999</i>			
- dose d'apport (m ³ /ha)	50	50	55
- C _{org} (kg/ha)	1084	272	297.6
- N _{org} (kg/ha)	210	110	108.4
- NH ₄ (kg/ha)	132	92.5	87.5
- C/N	5.2	2.5	2.7
- Cuivre (kg/ha)	0.5	0.04	

3. Echantillonnage des lombriciens

3.1 Principales techniques d'extraction des lombriciens

De nombreuses méthodes ont été mises au point afin d'optimiser l'extraction des lombriciens. Les méthodes sont subdivisées en deux groupes : les méthodes physiques et les méthodes éthologiques qui sont basées sur le comportement des animaux.

⁹ Cet engin est lourd et peu adapté à la taille de la parcelle expérimentale, de fait il peut générer un tassement important du sol, notamment associé aux nombreuses manœuvres.

3.11 Méthodes physiques

Les méthodes physiques se basent sur l'estimation de la faune dans un volume de sol. Le prélèvement de ce volume constitue une des premières limitations des méthodes physiques car il n'est pas toujours réalisable (cas des sols squelettiques). La majorité des travaux publiés s'appuie sur une estimation de la faune sur les 20-25 cm de profondeur, d'autres travaux portent sur des profondeurs allant jusqu'à 50-60 cm (Zicsi, 1962 ; Bouché, 1969a) voire jusqu'à 1,20 m (Atlavinyte, 1966, *in* Bouché, 1972).

→ Le tri manuel d'un bloc de sol

Introduite au XIX^{ème} siècle (Bretscher, 1886), la méthode du tri manuel a depuis ce temps été utilisée et de manière continue dans de nombreuses études, notamment Borneusch (1930), Hopp (1947), Reynoldson (1955), Low (1955), Svendsen (1955), Wilcke (1955), Barley (1959), Van Rhee and Nathans (1961), El-Duweini & Ghabbour (1965), Nowak (1975), Lavelle (1978), Blanchard (1990), Barois (1987) et Frenot (1986).

Elle consiste à creuser le sol, à extraire un volume de sol donné et à séparer la matrice du sol des organismes biologiques. Cette méthode, bien que considérée comme relativement fastidieuse, a été très largement employée dans des contextes très différents : (i) en milieu tropical, la méthode adaptée aux conditions du milieu et développée dans le cadre du programme TSBF (Lavelle, 1988), s'est avérée être la méthode d'extraction la plus pertinente compte tenu des espèces présentes, et de ce fait est devenue la méthode de référence dans ce milieu (Blanchard, 1990 ; Descaëns, 1999, Barois, 1987), (ii) lors de l'étude des peuplements lombriciens dans les îles subantarctiques, cette méthode a été retenue pour sa simplicité et son efficacité par rapport aux autres méthodes (Frenot, 1987), (iii) pour les mêmes raisons, la méthode est aussi couramment employée dans un grand nombre d'études (Wuest, 2001).

Efficacité du tri manuel : Nelson et Satchell (1962), testant le taux d'individus retrouvés après introduction de vers de terre, concluent que le tri manuel est satisfaisant pour les individus de plus de 0.2 g et de couleur éloignée de celle du sol (ce qui exclut potentiellement des juvéniles, ainsi que certaines espèces épigées : alors que la méthode présente une efficacité de 93% pour l'abondance totale, elle ne représente que 80% pour les juvéniles d'*A. c. chlorotica typica* et 74% de *L. castaneus*).

En 1962, Zicsi conclut que 16 prélévats de 0.25 m², sur une profondeur de 20 cm, sont nécessaires pour appréhender l'abondance des lombriciens de taille moyenne, alors que pour les individus de plus grande taille, un échantillon plus grand et plus profond doit être réalisé.

L'efficacité de la méthode tient donc à la taille des espèces présentes, à la taille de l'échantillon, mais elle est aussi dépendante des conditions du milieu, notamment la densité du mat racinaire en prairie, de la teneur en argile du sol et du taux d'humidité du sol ; de plus, lorsque le tri manuel est fait directement au terrain, son efficacité est liée aux conditions climatiques lors de l'échantillonnage (Springett, 1981).

Malgré tout, cette méthode, appliquée sur un volume de sol de 60 cm de profondeur et dans de bonnes conditions de luminosité pour le préleveur, est considérée comme la plus exhaustive et sert de référence pour la comparaison avec d'autres méthodes (Bouché & Gardner, 1984).

→ Le lavage-tamisage

Utilisée depuis 1922 (Morris, 1922 ; Ladell, 1936 ; Raw 1960), cette méthode consiste à appliquer un traitement chimique (hexamétaphosphate de sodium qui permet la dispersion des colloïdes et formol qui fixe et durcit le matériel biologique) sur un volume de sol, puis à le laver afin d'éliminer tous les argiles, limons et sables ; les lombriciens et les cocons seront ensuite triés des racines et cailloux restant. Cette méthode est relativement efficace d'autant qu'elle permet de récolter les cocons, cependant, elle est aussi très lourde. En 1970, Edwards *et al.* mettent au point une machine permettant d'accélérer le lavage-tamisage, celle-ci est apparue efficace sur de nombreux sols, mais son utilisation restant difficile pour les grands échantillons de sol. En 1971, Bouché & Beugnot mettent au point une nouvelle machine permettant l'étude de plus gros volumes : 4 volumes de 20 dm³ sont traités simultanément.

Cependant, cette méthode reste peu utilisée.

3.12 Les méthodes éthologiques

Les méthodes éthologiques font appel à un stimulus pour déclencher la remontée des vers de terre dans le sol et permettre leur récolte à la surface.

→ Méthodes électriques

Introduite en 1933 par Walton et utilisée par Johnstone-Wallace (1937), la méthode électrique est développée en 1950 par Doeksen : une tige de 8-10 mm de diamètre et de 75 cm de longueur est utilisée en guise d'électrode et est enfoncée dans le sol, le courant appliqué provoque la remontée à la surface des lombriciens. Jeanson (1963) a muni ce dispositif d'un rhéostat et utilise du courant 220 V avec deux électrodes, cette méthode (sensiblement modifiée, 250 V, 264 A) apparaît être d'autant plus efficace que le pH du sol était faible (Edwards et Lofty, 1975). Cependant, Satchell (1969) met en avant la méconnaissance du volume parcouru par le courant.

En 1986, Thielemann propose d'améliorer la méthode en plaçant 8 électrodes, méthode qui s'est avérée particulièrement efficace notamment en ce qui concerne les endogés (Ehrmann & Babel, 1991).

Cette méthode reste malgré tout très liée aux conditions du milieu, notamment au taux d'humidité.

→ L'extraction par la chaleur

Cette méthode utilise un procédé voisin de l'appareil de Bearman (1917, *in* Bachelier, 1978). Elle est peu pratiquée mais est efficace pour récupérer les espèces de petite taille du mat racinaire : les échantillons de sol (20 X 20 X 10 cm de profondeur) sont placés sur un tamis posé sur un récipient (55 X 45 cm), et éclairés par le dessus avec 14 lampes (60 W) ; après 3 heures, les vers de terre, fuyant la chaleur des lampes, sont récoltés dans le récipient.

→ Les méthodes chimiques

Les méthodes chimiques sont basées sur le comportement de fuite adopté par les vers de terre suite à une agression épidermique liée à une substance chimique. Un large éventail de substances a été utilisé (tableau 7). Par leur relative commodité, elles ont connu une large utilisation.

La méthode d'extraction au formol (Raw, 1959) a été rapidement préférée à la méthode au permanganate de potassium ou au chlorure de mercure, notamment pour des problèmes de toxicité, les deux dernières substances tuant souvent les lombriciens avant qu'ils ne puissent remonter à la surface. Cette méthode largement utilisée a suscité un certain nombre d'études testant son efficacité. Ainsi, Satchell (1969) a mis en évidence le fait que l'efficacité de la méthode formol était fonction de la température du sol et de son taux d'humidité ; afin de compenser les variations d'extraction chimique, cet auteur proposait d'utiliser un facteur de correction, cependant ce facteur de correction ne permettait pas de corriger les erreurs associées à la non-réactivité de certaines espèces au produit chimique. En effet, les travaux de Lakhani et Satchell (1970), mettent en évidence le fait que bien que la méthode offre une bonne efficacité pour les espèces de surface (épigés et certains anéciques présentant des galeries connectées à la surface), elle ne permet pas de prélever l'ensemble des espèces, son efficacité étant moindre pour les espèces endogées.

Au-delà de la non-réactivité de certaines espèces, des travaux de recherche ont aussi mis en évidence l'existence de variations saisonnières du taux de capture liées aux cycles d'activité biologique des lombriciens (Bouché & Gardner, 1984), ainsi que des variations nycthémérales. En ce qui concerne ces dernières, les résultats d'étude ne sont pas toujours concordants ; de fait, de telles variations nycthémérales ont été mises en évidence en Côte d'Or (Kretzschmar, 1989), alors qu'elles ont été infirmées dans le bassin de Rennes (Cannavacciuolo, 1998).

Il apparaît donc que, bien que la méthode d'extraction au formol présente un avantage en termes de coût financier et de temps de prélèvement, son efficacité est influencée par un certain nombre de facteurs. Cependant, certains de ces facteurs de variations apparaissent facilement maîtrisables, notamment (i) en réalisant les prélèvements à des périodes propices dans l'année (printemps, automne) intégrant ainsi les cycles biologiques des individus, et (ii) dans le cas de fortes variations nycthémérales, en réalisant les prélèvements à des moments propices dans la journée (le matin ou en fin de journée) (Cluzeau *et al.*, 1999).

Tableau 7 : Liste des substances chimiques, des auteurs et des protocoles d'extraction

Substances chimiques	Utilisateurs	Protocole
Chlorure de mercure	Eaton et Chandler (1942)	1.7-2.3 litres de sol contenant 15cc HgCL ² dans 18.25 litres d'eau.
Permanganate de potassium	Evans et Guild (1948)	1.5 g. par litre à hauteur de 6.8 litres/m ²
Mowrah meal (issu de l'arbre <i>Bassia longifolia</i>)	Jefferson (1955)	
Formol	Raw (1959)	25 ml de formol 40% additionné à 4.56 litres d'eau, épandue sur 0.36 m ²
Formol	Satchell (1969)	9 litres d'une solution à 0.165 - 0.55 %, épandus sur 0.5 m ² (3 applications)
Moutarde	Gunn (1992)	10 litres (1.5%) épandus sur 0.25 m ² (2 applications)
Isothiocyanate allylique (AITC)	Zaborski (2003)	10 litres (100 mg. l ⁻¹) épandus sur 0.5 m ²

Lors des 10 dernières années, un nouvel extractant a été testé, il s'agit de la moutarde (Gunn, 1992). Cette méthode répond notamment au souci des chercheurs (i) de limiter les dommages potentiels pouvant résulter de l'application de formol, (ii) de proposer une solution d'extraction "propre" aux regards des citoyens et des demandes européennes. Selon Gunn (1992) la méthode est aussi efficace qu'une solution formolée, et les travaux récents de Lawrence et Bowers (2002)

montrent tous les avantages à utiliser ce mode d'extraction, tant en termes d'efficacité qu'en termes de respects des conditions environnementales. Malgré tout, une réserve existe à l'utilisation de la moutarde, liée à la forte variabilité de composition chimique des moutardes utilisées. Afin de s'affranchir de cette variabilité de composition de la moutarde, des études se basant sur l'hypothèse que l'effet de la moutarde sur les lombriciens est dû à l'acide acétique (20% d'acide acétique en moyenne), ont comparé l'effet de concentrations croissantes d'acide acétique à celui de la moutarde ; ces études concluent que l'acide acétique seul est moins efficace que la moutarde pour l'extraction des lombriciens, et qu'à des concentrations trop élevées, cet acide peut avoir un effet très néfaste sur les lombriciens Emmerling (1995).

Depuis cette année, un nouvel extractant est proposé pour le prélèvement des lombriciens : l'isotiocyanate allylique (Zaborski, 2003), mais reste en attente de nouveaux tests pour confirmer sa pertinence.

3.13 Les méthodes couplées

Compte tenu des variations d'efficacité d'extraction, notamment en ce qui concerne les méthodes éthologiques, de nombreux chercheurs ont opté pour une combinaison des méthodes, associant une méthode mécanique et une méthode éthologique. Ainsi, Bouché (1972b)¹⁰ propose l'association d'une extraction au formol appliqué sur une surface de 1 m², complétée par un tri manuel appliqué sur un volume de sol (0.10 m² x 20 cm de profondeur) ; les lombriciens extraits de ce volume de sol permettront d'établir un correctif, améliorant ainsi l'information recueillie uniquement par l'extraction formol.

D'autres combinaisons de méthodes sont aussi utilisées telles que l'association d'une extraction électrique et un tri manuel, ou une extraction à la moutarde et un tri manuel.

3.2 Efficacité comparée des différentes méthodes

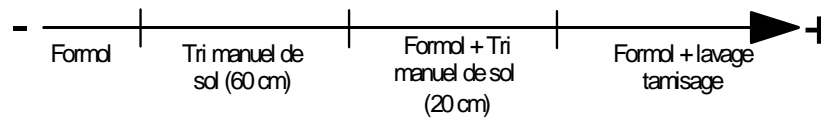
Dans le but d'optimiser les méthodes d'extraction, un certain nombre d'études ont comparé l'efficacité de l'ensemble des méthodes.

Svendsen (1955) montre que la méthode de tri manuel est plus efficace que celle au permanganate de potassium.

Raw (1959) comparant certaines méthodes, montre que l'efficacité est croissante depuis la méthode au permanganate de potassium, en passant par le tri manuel, jusqu'au formol. Cependant, la comparaison des méthodes entre elles est fonction du protocole employé. Ainsi, Bouché (1969), comparant l'extraction au formol et le tri manuel, met en évidence des résultats contraires : l'extraction au formol est moins efficace que le tri manuel quand celui-ci est appliqué sur une profondeur de 60 cm. Intégrant les méthodes combinées dans une approche comparative, cet auteur montre que la densité relative (par rapport à celle obtenue par bêcheage seul sur 60 cm) de l'extraction formol est uniquement de 14 % alors qu'elle est de 83.3 % lorsqu'un tri manuel (sur 20 cm) lui est associé. Cet auteur met avant le fait que le formol sensibilise essentiellement les individus de grande taille et que l'ascension des petits individus vers la surface du sol est limitée de part leur plus grande fragilité vis à vis du formol.

¹⁰ 10 litres de solution formolée (0.25, 0.25%, 0.5%, 0.5%), épandue sur 1m² puis tri manuel sur un volume de 0.10m² x 20cm de profondeur (4 applications)

Bouché & Gardner (1984) ont classé différentes techniques de prélèvement par ordre croissant, intégrant la diversité, la densité du peuplement, le temps et le coût de la technique :



Emmerling (1995), comparant l'efficacité de différentes méthodes attribue 8% d'efficacité à l'extraction par l'acide acétique 8%, 35% par le formol, 43% par la méthode électrique et 50% par la moutarde 50% ; cet auteur met aussi en avant la forte disparité de réaction en fonction des espèces.

Malgré la richesse de ces travaux, il reste difficile d'intégrer l'ensemble de leurs résultats car chaque étude compare des méthodes associées à un protocole type, cependant les protocoles pour une même méthode varient d'un travail à l'autre (variation de concentrations des substances chimiques - formol, moutarde ; variation de durée de l'expérimentation...). Les différentes études ne peuvent donc pas être réellement comparées. De plus, Butt et al. (2000) montrent une efficacité variable des techniques d'extraction suivant le moment de l'année (lié notamment aux conditions d'humidité du sol), et qu'il reste donc très difficile de conclure réellement sur la qualité de chacune de ces méthodes.

La technique appropriée reste donc celle déterminée par les contraintes du milieu (seuil acceptable de perturbation du milieu) et des moyens disponibles (financiers, humains, techniques).

3.3 Choix de la technique de prélèvement

Le choix de la technique de prélèvement s'est basé sur un ensemble de contraintes liées à notre étude :

- étudiant différents systèmes agricoles, notamment un milieu hétérogène tel que le maïs et sur lequel la densité lombricienne est supposée faible (Binet, 1993), la taille de la surface du prélèvement doit être suffisante pour intégrer la variabilité de distribution des lombriciens associée à cette hétérogénéité naturelle du milieu, ainsi que leur faible densité. De fait, la surface d'échantillonnage choisie est de 1m².
- l'objectif étant d'étudier la relation lombricien-porosité, la technique de prélèvement doit être respectueuse de manière maximale de la structure du sol. De fait, la technique d'extraction chimique est préférable à une extraction physique.
- malgré les résultats encourageants de l'extraction à la moutarde, l'extraction au formol a été préférée en raison de l'absence d'une moutarde de référence ; de plus, l'utilisation du formol reste encore la méthode de référence, permettant ainsi un maximum de comparaisons, même partielles, avec d'autres résultats.
- compte tenu des problèmes d'efficacité de la méthode d'extraction chimique signalés précédemment, un tri manuel complémentaire est réalisé.

3.4 Descriptif de la méthode d'extraction

Les lombriciens sont extraits suivant la méthode au formol associée à un tri manuel décrite par Bouché (1972) et adaptée au contexte d'étude (Cluzeau *et al.*, 1999) (figure 11). Cette méthode se base sur le comportement de fuite adopté par les lombriciens au contact du formol : sur une surface de 1 m², délimitée par un cadre métallique, trois épandages d'une solution formolée sont réalisés (0.25% pour les deux premiers et 0.4% pour le dernier) ; les épandages sont espacés de 15 minutes pendant lesquelles, les vers migrant en surface sont récupérés ; une dernière phase de 5 minutes consiste à gratter superficiellement la surface du sol (1 à 2 cm) afin de récupérer les vers dissimulés par la végétation.

Trois répétitions sont réalisées sur chaque modalité étudiée.

Afin de relier le peuplement lombricien à la porosité du sol, il est nécessaire de connaître de manière précise la distribution spatiale des lombriciens au sein du cadre de prélèvement, c'est pourquoi le cadre de prélèvement est découpé en 64 pixels¹¹ (Cannavacciuolo, 1998) : les lombriciens récoltés dans chaque pixel sont placés dans les 64 piluliers attenants. A la fin de la période de prélèvement, le contenu de chaque pilulier est placé dans de la tulle et étiqueté. L'ensemble des tulles est ensuite placé dans un pot contenant une solution de formol à 4% (figure 11).

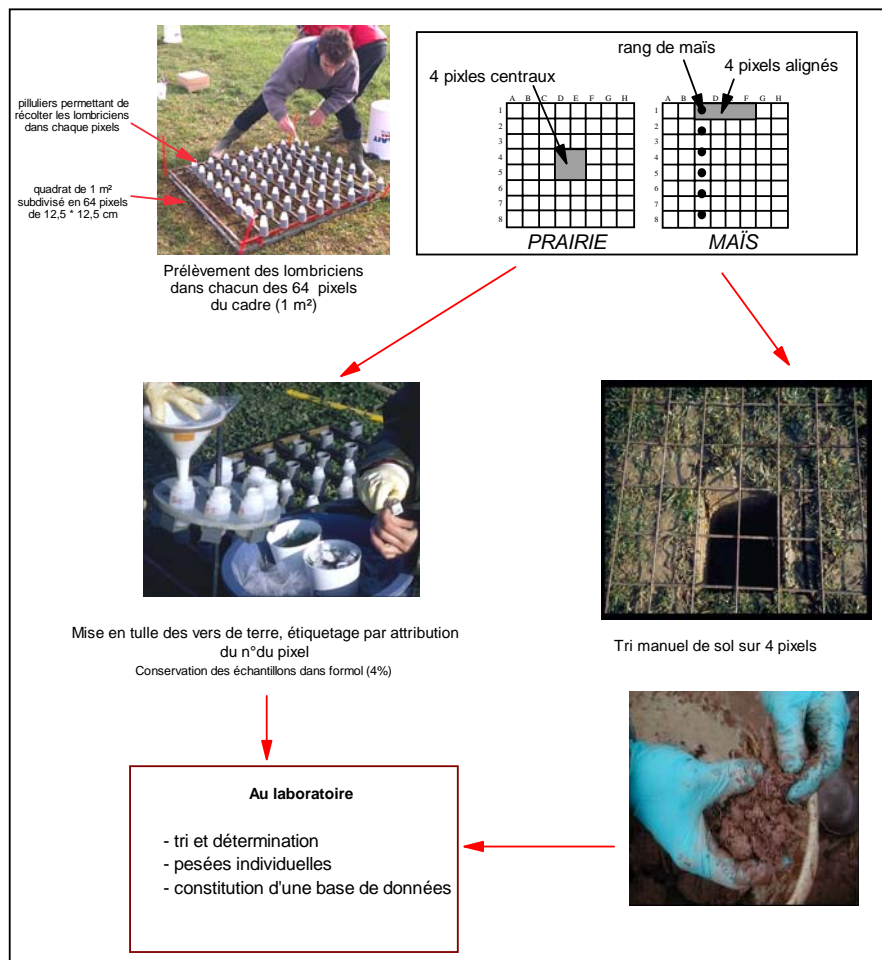


Figure 11 : Méthode d'extraction des lombriciens sur le terrain (Selon Cannavacciuolo, 1998)

¹¹ Pixel : terme définissant un carré élémentaire

Un tri manuel sur place est ensuite effectué sur un bloc de sol correspondant à une surface de 1/16 m² (0.625 m²) (correspondant dans le cas des prairies aux 4 pixels centraux et dans le cas du maïs à 4 pixels alignés) sur une profondeur de 20 cm. Les lombriciens récoltés sont conservés séparément dans une solution formolée (4%).

Au laboratoire, les espèces lombriciennes sont déterminées suivant une clé de détermination mise au point par Cluzeau (non publiée), basée sur les travaux de Bouché (1972) ; leur stade de développement (juvénile ou adulte) est précisé suivant le stade d'évolution des organes sexuels (pores mâles, puberculum, clitellum ; annexe 2) et ils sont pesés (précision de la pesée : +/- 10 mg).

Chapitre 2

Influence des conditions agro-pédo-climatiques sur la distribution des peuplements lombriciens

Chapitre 2

Influence des conditions agro-pédo-climatiques sur la distribution des peuplements lombriciens

1. Introduction

Les vers de terre appartiennent à l'embranchement des Annélides et à la classe des Oligochètes. Ils font probablement parti des organismes terrestres les plus anciens. Leur origine est encore incertaine : ils peuvent soit dériver de la classe des Polychètes, dont des formes fossiles ont été relevées en Australie du sud et datées du pré-Cambrien, soit avoir une forme ancestrale commune avec les Polychètes (Lee, 1987).

Dans la plupart des écosystèmes terrestres, les vers de terre dominent la macrofaune du sol. Leur densité peut atteindre 10^6 ha^{-1} et leur biomasse 2 t ha^{-1} (Bouché, 1972 ; Lavelle, 1983 c). Ils sont présents dans quasiment tous les types de milieux terrestres, à l'exception des milieux arides et des régions glaciaires.

A l'échelle du globe, Lee (1985) montre que d'une manière générale, l'abondance des vers de terre s'ordonne selon un gradient latitudinal Nord-Sud correspondant à la succession des grands biomes terrestres, déterminés de façon prépondérante par le climat engendrant des sols et des structures végétales taxonomiques. Ils sont quasiment absents dans les toundras, leur présence reste faible dans les forêts des régions froides et tempérées froides ($2,8$ à $8,4 \text{ g/m}^2$, Zajonc, 1971 *in* Lee, 1985 ; 4 à 11 g/m^2 , Terhivuo, 1989), alors qu'ils sont très bien représentés dans les régions tempérées où en termes de biomasse, les vers de terre constituent la composante principale de la faune du sol dans la plupart des habitats de ces régions (Lee, 1985) et où il est fréquent d'observer plus d'une tonne de vers de terre à l'hectare en poids frais (Bouché, 1972). Dans les régions tropicales, alors que la macrofaune est dominée en densité par les termites et les fourmis, elle est dominée en biomasse par les vers de terre (Lavelle, 1983a et b) qui sont principalement observés dans les régions humides et subhumides (ils sont généralement absents lorsque les précipitations sont inférieures à 800 mm par an, Lavelle 1983b).

Au même titre que l'abondance, le nombre d'espèces de vers de terre (définissant la richesse taxonomique) suit un gradient marqué. Ainsi, en Europe, où la majorité des vers de terre appartiennent à la famille des *Lumbricidae*, le nombre d'espèces augmente depuis l'Islande jusqu'à la Méditerranée. Lavelle (1983c) dans un travail de synthèse rapporte les richesses taxonomiques suivantes : Island 8 espèces (Bengtson et al., 1975), Suède 13 espèces (Nordström and Rundgren, 1973), Danemark 19 espèces (Bornebush, 1930), Angleterre 28 espèces (Gerard, 1967), Belgique, Luxembourg et Nord de la France 29 espèces. Sur l'ensemble du territoire français Bouché (1972) recense plus d'une centaine d'espèces. Ces richesses taxonomiques reflètent l'action d'une multitude de facteurs tels que la glaciation quaternaire, les phénomènes d'insularité, l'altitude, etc..

Cette importante diversité taxonomique s'est avérée inadéquate à l'analyse et à la synthèse des rôles écologiques attribués aux différentes espèces (Bouché, 1975a) ; de fait, une approche

fonctionnelle visant à regrouper des espèces a été entreprise par plusieurs auteurs aboutissant à une classification écologique des espèces en fonction de différents paramètres. Parmi ces travaux, ceux de Bouché (1971 et 1977) et de Lavelle (1981) appliqués aux *Lumbricidae* regroupent les espèces en s'appuyant sur des critères morphologiques, physiologiques et écologiques (répartition selon la profondeur du sol, l'alimentation, la pression des prédateurs, la mobilité superficielle, la taille, la longévité et la résistance à la sécheresse) et aboutissent à la définition de 3 catégories écologiques : épigée, anécique, endogée. La description de ces 3 catégories a par la suite été complétée, notamment en ce qui concerne les endogés : Bouché (1977) et Lavelle (1981), en se basant pour l'un sur le mode alimentaire et la localisation des individus, et pour l'autre sur la qualité de matière organique ingérée par les lombriciens, définissent trois sous classes parmi les endogés.

En s'appuyant sur les travaux de Bouché (1971, 1977) et Lavelle (1981) appliqués aux *Lumbricidae*, ceux de Lee (1959) appliqués aux *Megascolidae*, en intégrant la classification développée par Satchell (1980) basée sur les stratégies biodémographiques "r" et "K" proposées par Mac Arthur et Wilson (1967) et en tenant compte des résultats de travaux portant sur la description des réseaux de galeries (Kretzschmar & Aries, 1990 ; Lee & Foster, 1991 ; Lavelle, 1997), les 3 catégories écologiques peuvent ainsi être caractérisées comme suit :

- **Epigés** (Bouché, 1977) ou "*litter species*" (Lee, 1959) : individus de petite taille (10 à 30 mm de long en général et présentant un diamètre de l'ordre de 1 à 2.5 mm) se situant en surface, dans des milieux riches en matière organique : au niveau de la litière (straminicoles), sous les écorces de tronc en décomposition (corticoles) ou dans certains composts et fumiers en relation avec les activités humaines (détritiphages et coprophages). Ils peuvent aussi se situer dans les galeries d'autres vers de terre, dans les terriers d'animaux ou les fissures du sol (pholéophiles), mais ces espèces ne creusent que peu ou pas de galerie. Ils ingèrent très peu de matière minérale, se nourrissant presque exclusivement de matière organique. Peu protégés par leur habitat, ils sont soumis aux aléas climatiques : ne bénéficiant pas de l'effet tampon du sol, ils subissent la dessiccation qu'ils compensent par leur lubrification. Ils ne survivent aux conditions climatiques drastiques que sous la forme de cocons alors que les adultes disparaissent. Ils sont aussi soumis à la prédation. Ces différentes contraintes ont entraîné (i) le développement d'une stratégie biodémographique de type r (Satchell 1980) caractérisée par une capacité de reproduction très élevée et une croissance rapide compensant une faible longévité, (ii) une mobilité importante et (iii) une homochromie avec l'environnement (le plus souvent rouge brun et parfois vert).
- **Anéciques** (Bouché 1977) ou "*top soil species*" (Lee, 1959) : individus de taille moyenne à géante (de 10 à 110 cm de long chez les *Lumbricidae* adultes, présentant un diamètre de l'ordre de 4 à 8 mm) et de pigmentation foncée avec un gradient de décoloration antéro-postérieur, ce qui leur assure une protection vis à vis de la prédation. Ces individus fouisseurs, explorent l'ensemble du profil de sol, en entretenant un réseau de galeries sub-vertical à vertical plus ou moins ramifié et pouvant atteindre une longueur de 5 à 6 mètres. Ces galeries de type permanent (c'est à dire utilisées de manière plus ou moins permanente), débouchent à la surface, créant ainsi une porosité à l'interface lithosphère-atmosphère, pouvant permettre des mouvements gazeux et aqueux. Ces individus, se nourrissant de feuilles et autres débris végétaux, prennent leur nourriture principalement à la surface du sol (mais aussi dans une moindre mesure dans le sol). *Via* leur système digestif, ils assurent un brassage intime de la matière minérale et de la matière organique, rejetant de nombreuses fèces à la surface du sol (turricules) et dans une moindre mesure dans le sol. Par la création de galeries et le brassage de matières minérales et organiques, ils participent activement à la pédogenèse du sol. Moins

soumis aux contraintes que les épigés, surtout par leur localisation dans le sol, ils présentent un faible effort de reproduction et une plus grande longévité : la majeure partie de leur budget énergétique est investi dans la croissance et le maintien de l'individu (stratégie biodémographique de type K, Satchell 1980). Ils survivent aux conditions climatiques drastiques grâce à un rythme biologique réglé par une diapause vraie¹² ou une quiescence¹³.

- **Endogés** : individus de taille petite à moyenne (de 1 à 20 cm de long, présentant un diamètre moyen de l'ordre de 2 à 4.5 mm), de pigmentation claire, voire apigmentés, et vivant continuellement dans le sol. Ces individus entretiennent un réseau de galeries sub-horizontales à horizontales, très ramifiées et de type temporaire, cet aspect temporaire étant lié aux déjections déposées dans leur galerie. Ils puisent leur alimentation soit des racines mortes, soit de matières organiques plus ou moins évoluées et intégrées à la matière minérale.

Bouché (1977) subdivise cette catégorie en sous-catégories en fonction de leur mode alimentaire et de leur localisation dans le sol :

- les épi-endogés : vivent dans l'horizon organo-minéral A, mais peuvent descendre jusque 70 cm de profondeur. Cette sous-catégorie inclue les sapro-rhizophages qui sont essentiellement localisés près des racines et peuvent se nourrir de racines mortes. Lee (1959) associe cette sous-catégorie aux anéciques ("*top soil species*")
- les géophages : s'alimentent essentiellement de sol minéral contenant divers éléments organiques
- les hypo-endogés : vivent en profondeur dans les horizons pauvres en matière organique. Ils correspondent aux "*subsoil*" définis par Lee (1959)

Lavelle (1981) subdivise cette catégorie en fonction de la nature de la matière organique ingérée, de son degré d'évolution et de la localisation dans le profil :

- les polyhumiques : les plus communs dans les sols tempérés, vivent dans les premiers centimètres du sol correspondant à l'horizon organo-minéral, riche en matière organique,
- les oligohumiques : géophages, ingérant une matière minérale peu riche en matière organique et de plus difficilement assimilable.
- les mésohumiques : vivant dans des milieux intermédiaires

Toujours à l'abri du sol, les endogés sont soumis à une faible prédation et à de faibles variations climatiques ; tout comme les anéciques, les endogés présentent un faible effort de reproduction et une plus grande longévité : la majeure partie de leur budget énergétique est investi dans la croissance et le maintien de l'individu (stratégie biodémographique de type K, Satchell 1980). Ces espèces résistent aux conditions climatiques drastiques grâce à une mise en quiescence.

¹² Selon Saussey (1966), au cours de la diapause, gouvernée par des facteurs endocriniens, les lombriciens vidant leur tube digestif, s'enroulent isolément dans des logettes enduites de mucus. L'arrêt de la léthargie se fait après 1 ou 2 mois.

¹³ Selon Saussey (1966), la quiescence est indépendante du système hormonal. Elle résulte d'une dessiccation rapide et importante du milieu. Les individus se rassemblent dans une logette dans le sol, forment un peloton et entre en léthargie. Cette léthargie sera levée dès lors que les conditions environnementales deviennent meilleures.

Ces trois catégories écologiques définissent les trois pôles d'un continuum (figure 12) au sein duquel les espèces se positionnent de manière plus ou moins intermédiaire.

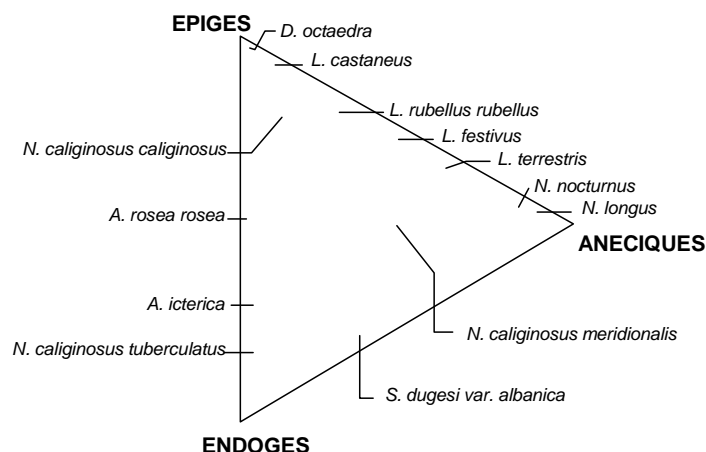


Figure 12 : Diagramme de situation de quelques espèces communes dans le système tripolaire des catégories écologiques. D'après Bouché (1977)

Compte tenu (i) de la distribution des abondances lombriciennes suivant le gradient latitudinal (Lee, 1985) et (ii) du regroupement des espèces en catégories écologiques, ces catégories se répartissent aussi entre elles, à l'échelle des grands biomes, suivant un gradient latitudinal (figure 13).

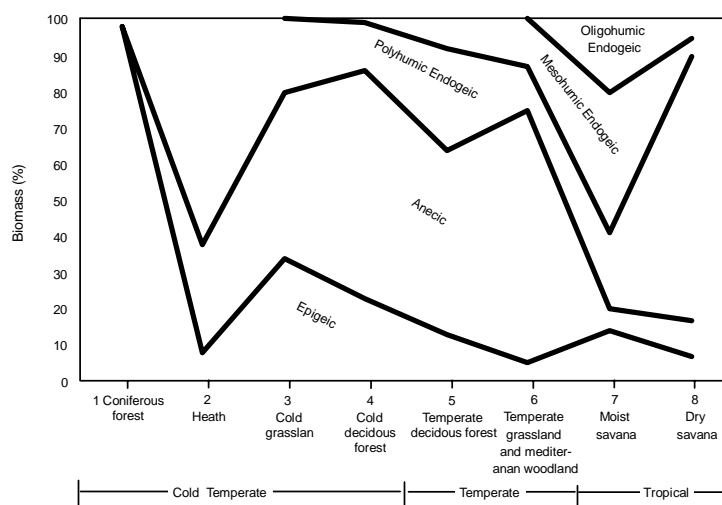


Figure 13 : Distribution des catégories écologiques en fonction du gradient latitudinal végétal (Lavelle, 1983 c)

A l'échelle du globe, la répartition des différentes catégories écologiques est donc étroitement liée aux conditions climatiques, pédologiques, mésologiques et végétales.

A une échelle plus locale, pour un biotope donné, l'abondance et la biomasse des communautés lombriciennes sont fortement influencées par les caractéristiques environnementales, comme nous l'avons détaillé en introduction, qu'elles soient physico-chimiques ou anthropiques. A titre de rappel, nous citerons :

- En ce qui concerne les **caractéristiques physico-chimiques**, les travaux de Van Rhees & Nathans (1973), Philipson et al. (1976) et Bachelier (1978) montrent l'effet significatif de la profondeur de sol et de son humidité : les vers de terre sont plus sensibles à une sécheresse qu'à une immersion temporaire ; les travaux de Guild (1948), El-Duweini and Ghabbour (1965) et Edwards and Lofty (1972) mettent en avant l'effet de la texture du sol sur la biomasse et l'abondance lombriciennes ; les travaux de Bhatti (1962) et Bachelier (1978) définissent des valeurs limites de pH (limite égale à 10 pour un sol alcalin et 4.4 pour un sol acide) et Satchell (1955) aboutit à une classification des *Lumbricidae* selon les pH ; Romans et Robertson (1975), montrent qu'un lessivage et une acidification des sols entraîne la diminution voir la disparition des lombriciens, et Barley (1961) définit une limite maximale de salinité égale à 0.4 % (=0.07 M par litre). Enfin, Bouché (1982) met en avant l'influence de la température sur la rapidité de développement des individus.
- En ce qui concerne les **facteurs anthropiques**, les recherches sur l'influence des nouvelles pratiques productivistes sur les lombriciens ont débuté dès les années 40 : Evans & Guild (1948) montrent qu'un labour peut réduire le peuplement lombricien de 70% en 5 ans, Hopp (1947) précise ceci en annonçant que la charrue à disque et le sarclage sont particulièrement nocifs aux espèces de surface, et Ehlers (1975) montre que le labour limite la zone d'activité des lombriciens. Etudiant les effets des traitements phytosanitaires, Cluzeau et al. (1987), Cluzeau & Fayolle (1988) et Tebrüge & Düring (1999) montrent que certains pesticides sont nocifs tant pour le développement des lombriciens que pour la diversité taxonomique des peuplements. En parallèle de ces effets négatifs engendrés par des facteurs anthropiques, les travaux portant sur les enrichissements organiques, montrent en général, un effet positif des fertilisations (Raw 1962 ; Bostrom 1987 ; Cluzeau *et al.* 1990 ; Binet 1993 ; Pérès *et al.*,1996).

Compte tenu de l'ensemble de ces connaissances, l'objectif de ce chapitre est de caractériser les modifications de structures des peuplements lombriciens soumis à un gradient de pressions anthropiques (systèmes prairiaux, systèmes cultivés) associé à une variabilité pédo-climatique.

Ce cadre expérimental va permettre d'étudier les facteurs déterminant la distribution lombricienne dans des systèmes cultivés en région tempérée atlantique et d'apprécier en finalité la pertinence du rôle, joué par le lombriciens, d'indicateur des contextes agro-pédo-climatiques.

Nous discuterons aussi des paramètres descriptifs des communautés lombriciennes, afin de tenter d'identifier ceux qui paraissent les mieux adaptés à la notion d'"indicateur" d'état et d'impact.

2. Analyse numérique des peuplements lombriciens

2.1 Caractérisation globale des peuplements

La caractérisation globale du peuplement lombricien observé sur chacune des modalités est appréciée en termes de **densité moyenne**¹⁴ (nombre d'individus par m²), de **biomasse moyenne** (grammes de poids frais par m²) et de **d'âge ratio** (proportion de formes juvéniles et adultes).

Ces variables sont analysées par des méthodes statistiques non paramétriques¹⁵ adaptées à la faible taille de nos échantillons et basées sur la somme des rangs des variables :

- le test "Kruskall and Wallis" permet de tester l'effet traitement au sein d'une même unité pédo-climatique,
- le test "Mann and Whitney" permet d'avoir une approche comparative bi-modalités et de tester ainsi la significativité de l'effet modalité deux à deux.

2.2 Caractérisation des peuplements par catégories écologiques

La caractérisation des peuplements est aussi réalisée *via* les catégories écologiques (épigée, anécique, endogée). Dans le but d'affiner les informations recueillies, les catégories écologiques sont couplées aux stades de développement des individus (juvénile, adulte), définissant des "catégories écologiques-stade".

Compte tenu de la forte disparité des biomasses entre les catégories écologiques (un anécique adulte peut représenter jusqu'à 5 fois le poids d'un endogé et 10 fois celui d'un épigé), la caractérisation porte uniquement sur les variabilités **d'abondances numériques des "catégories écologiques-stade"**.

Ces données sont analysées par les méthodes statistiques préalablement citées (Kruskall and Wallis ; Mann and Withney).

2.3 Caractérisation taxonomique des peuplements

Ce troisième niveau d'étude permet d'apprécier l'influence des modalités sur les espèces (ou taxons). Par ailleurs et toujours dans le but de préciser l'information, les espèces sont combinées au stade de développement (juvénile, adulte) définissant des "taxons-stade".

Deux approches sont réalisées :

1. L'étude des peuplements par la **présence/absence** des taxons, que nous définissons comme **la composition taxonomique**.
2. L'étude de l'**abondance numérique** des différents "taxon-stade" que nous définissons comme **la structure taxonomique**.

¹⁴ Moyenne issue des 3 prélèvements réalisés sur chaque modalité

¹⁵ Ces deux tests sont réalisés sur Minitab (1998)

2.31 Composition taxonomique

La composition taxonomique de chaque modalité est étudiée par la richesse taxonomique, qui correspond au nombre total de taxons que comporte le peuplement considéré dans un écosystème. De plus, afin d'apprécier la variabilité de composition taxonomique des différentes modalités, les données de présence/absence des taxons sont traitées par l'indice de similarité de Sorensen.

Les distributions des taxons sur les sites d'étude sont aussi décrites.

2.32 Structure taxonomique

L'étude de la structure taxonomique repose sur les données d'abondances numériques des "Taxons-stade".

Deux approches sont abordées :

- analyse de la **diversité taxonomique**. Elle permet de mettre en relation les "Taxons-stade" présentes et les contextes agro-pédo-climatiques étudiés, et ainsi de décrire les structures taxonomiques de chacune des modalités.
- analyse de la **distribution taxonomique**. Les relations entre abondances lombriciennes et facteurs du milieu sont étudiées par une **approche analytique multivariée** (Lebreton *et al.*, 1988) qui va permettre d'extraire les facteurs agro-pédo-climatiques régissant les distributions lombriciennes et d'identifier les "Taxons-stade" caractéristiques de ces facteurs.

2.321 Analyse de la diversité taxonomique

L'analyse de la diversité est réalisée (i) par l'étude **des abondances** absolues et relatives des "taxons-stade", et (ii) par le calcul **d'indices** de diversité et d'équitabilité qui rendent compte des relations d'abondance entre taxons. La diversité, appréciée ici par l'indice de Simpson (1949), intègre à la fois le nombre de taxons et la régularité de la distribution des abondances des taxons ; l'équitabilité qui correspond au rapport entre la diversité réelle (mesurée) et la diversité maximale (théorique), permet la comparaison entre plusieurs modalités (Llyod & Ghelardi, 1964).

2.322 Analyse de la distribution taxonomique (analyse multivariée)

Les analyses multivariées se différencient des analyses statistiques classiques par la prise en compte conjointe de l'ensemble des variables. Elles permettent également de repérer et d'éliminer des effets marginaux qui peuvent masquer des tendances générales.

Deux méthodes d'analyses sont utilisées dans notre étude, la première étant une approche descriptive (AFC) et la seconde étant quantitative (AFCVI) :

- 1- une **Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)**, dont le principe général est d'ordonner de manière optimale les lignes d'un tableau de contingence en fonction des colonnes et réciproquement. Dans notre cas, l'AFC est appliquée sur le tableau des mesures d'abondance des "taxons-stade" (colonnes) observées dans les n relevés de terrain (lignes) (tableau de contingence A) et permet d'individualiser les facteurs influençant la distribution des "taxons-stade".

- 2- une **Analyse Factorielles des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI)**, dont le principe général vise à **quantifier** l'influence des variables explicatives dans la distribution des variables à expliquer. Cette analyse multivariée sous contraintes comporte deux étapes : (i) une régression multiple pondérée des variables à expliquer (tableau Y), transformées en profils lignes, sur les variables explicatives (tableau X) et permet de quantifier la part de variation du tableau Y expliqué par X ; (ii) une analyse factorielle des correspondances du tableau des régressions, ce qui permet d'observer la distribution des variables à expliquer en fonction uniquement des variables explicatives étudiées. Dans notre cas, cette analyse permet d'observer la distribution d'abondance des "taxons-stade" en fonction uniquement des facteurs du milieu et d'identifier les "taxons-stade" caractéristiques de contextes agro-pédologiques.

La comparaison de l'inertie extraite par l'analyse factorielle sans contraintes (AFC) à celle extraite par l'analyse factorielle des correspondances sous contraintes (AFCVI), permet d'apprécier la part de l'inertie totale expliquée par le modèle sous contraintes et ainsi de juger de la pertinence du modèle.

Les analyses multivariées sont réalisées sur GTABM (Quris, 1989).

2.4 Données issues du tri manuel

Comme cité dans le protocole d'échantillonnage (chapitre 1), les lombriciens sont échantillonnés en deux temps : lors d'une extraction chimique par le formol puis lors d'une extraction physique *via* le tri manuel d'un bloc de sol (surface au sol correspond à 1/16 de m²). Les lombriciens issus du tri manuel sont utilisés pour établir un correctif des estimations de densités et de biomasses issues de l'extraction au formol.

Ce correctif peut être de deux types :

- de type additif : aux données issues de l'extraction formol sur un m² (**NF_T**) sont additionnées les données issues du tri manuel (**nTM₁₆**) multipliées par 16. Dans ce cas, la densité corrigée de lombriciens (**AB_C**, exprimée en nombre d'individus/m²) est :

$$AB_C = NF_T + 16 * nTM_{16}$$

- de type linéaire : aux données issues de l'extraction formol sur un m² (**NF_T**) est appliqué un correctif "a" correspondant au rapport entre [le nombre de vers récupérés par le tri manuel (**nTM₁₆**) + le nombre de vers récupérés par le formol sur 1/16 m² (**nF₁₆**)] et le nombre de vers de terre récupérés par la méthode formol seule sur 1/16 m² (**nF₁₆**).

$$a = \frac{nTM_{16} + nF_{16}}{nF_{16}}$$

La densité lombricienne corrigée est alors : **AB_C = a * NF_T**

Les travaux de Bouché (1982) et plus récemment ceux de Cannavacciuolo (1998) mettent en évidence la nécessité d'utiliser des correctifs linéaires différents pour chaque espèce, s'expliquant par la sensibilité différente de chacune d'elle à l'excitation par le formol. Dans une approche taxonomique, il est donc nécessaire de définir différents correctifs associés aux différentes espèces

présentes. Cependant, les correctifs taxonomiques ne peuvent être calculés que sous certaines conditions :

- si un correctif est appliqué à toutes les espèces, il est nécessaire que l'ensemble des espèces observées sur le m^2 et extraites par la méthode au formol (NF_T) soient aussi présentes à la surface du bloc de sol ensuite trié (nF_{16}), et aussi présentes dans le bloc de sol lui-même (nTM_{16}).
- si un correctif n'est appliqué que sur les espèces récupérées sur le bloc de sol (correctif minimaliste), il est malgré tout nécessaire que les espèces soient observées communément à la surface du bloc à trier (nF_{16}) et dans le bloc lors du tri (nTM_{16}).

Cela implique donc une forte densité lombricienne, ainsi qu'une distribution spatiale relativement homogène au sein du cadre de prélèvement. Alors que ces deux conditions sont réunies dans des milieux tels que la prairie (Cannavacciuolo, 1998), les systèmes cultivés présentent le plus souvent des faibles densités lombriciennes associées à une forte variabilité spatiale intra-quadrat (intra m^2) liée à une hétérogénéité végétale associée aux pieds de maïs (Binet, 1993) ou à une hétérogénéité structurale du sol associée au passage d'engins.

Dans cette présente étude, où l'objectif est de comparer différents systèmes de culture, il semble donc impossible de pouvoir d'utiliser des correctifs taxonomiques de type linéaire.

De plus, compte tenu de la possibilité (i) d'une très faible densité lombricienne sous les monocultures maïs et (ii) de l'absence de lombriciens à la surface du bloc à trier (nF_{16}), il n'est pas possible de créer ni d'utiliser des correctifs globaux de type linéaire (appliqués à l'abondance ou à la biomasse).

Le choix du correctif s'est donc porté sur le correctif de type "additif".

Afin de pouvoir apprécier le poids du tri manuel sur les résultats lombriciens, les données correspondant au tri manuel sont essentiellement traitées en termes de COMPLEMENT d'informations des données issues de l'extraction au formol. Ainsi, lors de la présentation des résultats associés au tri manuel (§ 3.2), les données issues du tri manuel seront présentées (i) de manière indépendante, et (ii) intégrées aux données issues de l'extraction au formol. Les variables issues de ces données sont traitées par des approches statistiques identiques à celles appliquées aux données issues de l'extraction au formol seul.

3. Résultats

Nous considérerons successivement les résultats obtenus par l'extraction au formol seul, puis ceux issus du tri manuel.

3.1 Echantillonnage au formol seul

3.11 Caractérisation globale des peuplements

Cette partie de l'étude a pour objectif d'étudier l'influence des paramètres agro-pédo-climatiques sur la distribution globale des lombriciens appréciée en termes d'abondance (nombre d'individus par m²), de biomasse (gramme de poids frais formolé par m²) et d'âge-ratio.

Les abondances et les biomasses lombriciennes sont reportées dans le tableau 8 ainsi que le résultat des tests statistiques, leurs distributions sont représentées graphiquement sur la figure 14.

3.111 Influence des systèmes cultureux

En ce qui concerne les résultats des tests statistiques appliqués aux abondances et biomasses totales, compte tenu de la taille des échantillons (3 répétitions pour chacune des modalités) et du rang des valeurs (aucun recouvrement des rangs des répétitions des différentes séries n'est observé), les modalités apparaissent significativement différentes entre elles au sein d'un même contexte pédo-climatique, cette différence significative n'étant cependant pas observée lors de l'étude des âge-ratio.

Tableau 8 : Abondances et biomasses moyennes par m² observées dans les 5 modalités des 2 sites d'étude. Significativité des données par site et comparaisons entre modalités deux à deux (les modalités significativement différentes entre elles sont suivies de lettres différentes).

Site	Parcelle	Code	Abondances moyennes (nb. i/m ²)			Biomasses moyennes (g/m ²)		
			Juveniles	Adultes	Total	Juveniles	Adultes	Total
Quimper	- Prairie permanente	QPP	42,3 !19,5 ^a	73,3 !21 ^a	115,6 !21,3 ^a	16,7 !4,4 ^a	45,4 !14,9 ^a	62,1 !14,4 ^a
	- Prairie temporaire	QPT	10 !1 ^b	51,7 !7,5 ^b	61,7 !6,6 ^b	3,9 !0,5 ^b	30,9 !1,4 ^b	34,8 !1,6 ^b
	- Monoculture	QM	20 !14,8 ^c	12,3 !3 ^c	32,3 !17,4 ^c	3,5 !2,6 ^b	3,6 !0,8 ^c	7,1 !3,4 ^c
Significativité			NS	S	S	NS	NS	S
Rennes	- Prairie permanente	RPP	58 !6,9 ^a	60 !17,4 ^a	118 !16 ^a	34,6 !4,5 ^a	38 !21,8 ^a	72,6 !19,5 ^a
	- Monoculture	RM	34 !4,7 ^b	9,3 !1,5 ^b	43,3 !3,4 ^b	15,7 !4,2 ^b	17,1 !8,3 ^b	32,8 !4,8 ^b
Significativité			S	S	S	S	NS	S

Comparant les modalités entre elles, indépendamment du site, en ce qui concerne les valeurs totales moyennes, les systèmes prairiaux permanents (QPP, RPP) présentent des densités et des biomasses

lombriciennes significativement supérieures ($p=0.004$) aux valeurs observées sur les monocultures maïs (QM, RM) :

- sur le site de Quimper, les densités sont 3.5 fois plus importantes en prairie permanente qu'en maïs ($115,6 \text{ i/m}^2$ vs 33 i/m^2) et les biomasses 8.7 fois plus importantes ($62,1 \text{ g/m}^2$ vs $7,1 \text{ g/m}^2$). La prairie temporaire présente des densités et des biomasses lombriciennes intermédiaires aux deux autres systèmes : densité lombricienne 2 fois moins importante que celle de la prairie permanente ($62,6 \text{ i/m}^2$ vs $115,6 \text{ i/m}^2$) mais double de celle du maïs ($62,6 \text{ i/m}^2$ vs 33 i/m^2), biomasse lombricienne 1.8 fois moins importante que celle de la prairie ($34,8 \text{ g/m}^2$ vs $62,1 \text{ g/m}^2$) mais 4.9 fois plus importante que celle du maïs ($34,8 \text{ g/m}^2$ vs $7,1 \text{ g/m}^2$).
- sur le site de Rennes, les densités sont 2.7 fois plus importantes en prairie permanente qu'en maïs (118 i/m^2 vs $43,3 \text{ i/m}^2$) et les biomasses 2.2 fois plus importantes ($72,6 \text{ g/m}^2$ vs $32,8 \text{ g/m}^2$),

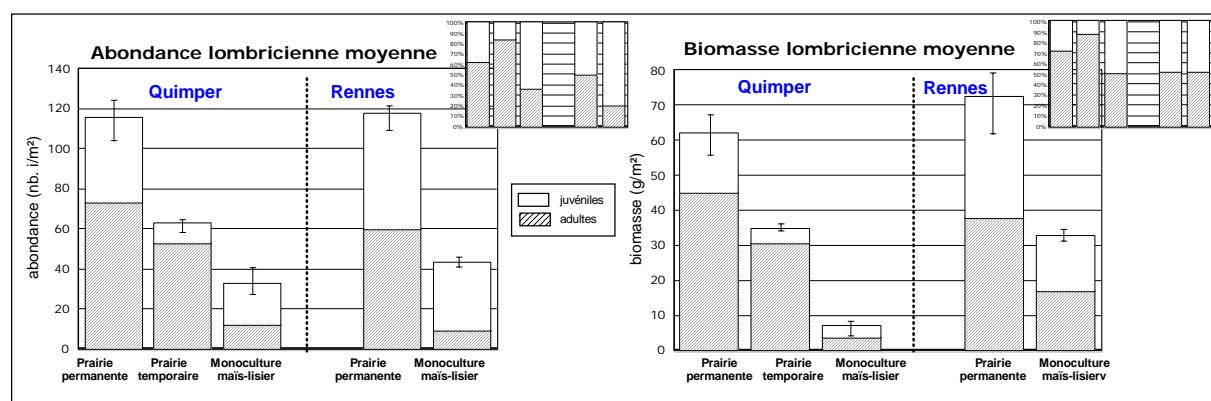


Figure 14 : Abondances et biomasses absolues et relatives (en haut à droite) des lombriciens observées dans les 5 modalités des sites de Quimper et Rennes

→ L'influence des **systèmes de culture** est mise en évidence aussi bien en ce qui concerne les densités lombriciennes que les biomasses (Kruskall and Wallis, seuil 5%)

Les systèmes prairiaux permanents (QPP, RPP), comparés aux systèmes cultivés qu'ils soient de type monoculture maïs ou prairie temporaire (QM, QPT, RM), présentent les conditions significativement les plus favorables au développement lombricien.

→ Cela suggère l'impact positif du couvert herbacé pérenne associé à une absence de perturbations (physique, chimique) liées aux cultures.

La prairie temporaire, comparée à la monoculture maïs (site de Quimper) offre des conditions plus favorables au développement des lombriciens que la monoculture maïs.

→ cela confirme l'effet bénéfique d'un couvert herbacé âgé de 1 an.

3.112 Influence des conditions pédoclimatiques¹⁶

En ce qui concerne les prairies permanentes, la comparaison entre les densités lombriciennes ne montre aucune différence significative entre les sites de Rennes et de Quimper (respectivement 118 et 115 i/m²), alors que la biomasse est 15 % plus importante sur Rennes ($p < 0.05$).

En ce qui concerne les monocultures maïs, la densité lombricienne est 1.3 fois plus importante sur Rennes que sur Quimper, mais la différence n'est cependant statistiquement pas significative ($p = 0.061$). Contrairement à cela, la biomasse lombricienne est significativement plus importante sur Rennes (4 à 5 fois plus importante).

→ Un effet pédo-climatique est donc mis en évidence mais limité à la biomasse lombricienne. Le fait que l'influence soit observée de manière beaucoup plus importante sur le maïs que sur la prairie permanente rend compte d'un effet combinant **site et système de culture**.

Les résultats d'abondance et de biomasse des peuplements apportent trois conclusions :

- quel que soit le site, les systèmes prairiaux permanents présentent les conditions significativement les plus favorables au développement lombricien (forte densité et forte biomasse). En fonction des sites, ces peuplements sont principalement composés d'individus adultes (Quimper) ou présentent un nombre identique d'adultes et de juvéniles (Rennes),
- quel que soit le site, les systèmes "monoculture maïs" présentent les conditions les moins favorables au développement lombricien (faible densité et faible biomasse) ; ces peuplements sont principalement composés d'individus au stade juvénile,
- sur le site de Quimper, le système prairie temporaire est associé à un peuplement de densité et de biomasse intermédiaires aux deux autres systèmes culturels, et composé essentiellement d'adultes.

→ L'abondance et la biomasse apparaissent comme étant des descripteurs caractéristiques de la pression anthropique.

¹⁶ Cette influence est réalisée en comparant des systèmes culturels similaires dans les deux contextes pédo-climatiques (prairie permanente, monoculture-maïs)

3.12 Caractérisation du peuplement par les catégories écologiques

Cette partie de l'étude a pour objectif de caractériser les peuplements en fonction des trois catégories écologiques et des deux stades de développement, afin d'apprécier l'influence des facteurs agro-pédo-climatiques.

Les résultats sont reportés dans le tableau 9 et la figure 15.

Tableau 9 : Abondances moyennes des "catégories écologiques-stade" observées dans les différentes modalités sur les deux sites d'étude

Significativité des données par site (Kruskal & Wallis, S: significatif, NS: non significatif) et comparaisons entre modalités deux à deux (Mann & Whitney, les modalités significativement différentes entre elles sont suivies de lettres différentes).

Site	Parcelle	Abondances moyennes (nb. i/m ²)					
		Epigés			Anéciques		
		Juvé.	Adulte	Total	Juvénile	Adulte	Total
Quimper	- Prairie permanente	11 ^a	10,616,4 ^a	11,615,6 ^a	27,6112,7 ^a	20,713,5 ^a	48,3110 ^a
	- Prairie temporaire	11 ^b	30,7110,1 ^b	31,7110,9 ^b	5,412,3 ^b	15,314,6 ^b	20,716 ^b
	- Monoculture	0 ^c	1,311,1 ^c	1,311,1 ^c	21 ^c	0 ^c	21 ^c
Significativité		NS	S	S	S	S	S
Rennes	- Prairie permanente	21 ^a	20,715,6 ^a	22,716,4 ^a	26,714 ^a	1017,2 ^a	36,713,5 ^a
	- Monoculture	0 ^b	0 ^b	0 ^b	19,318,3 ^a	4,711,5 ^a	2417 ^b
	Significativité	NS	S	S	NS	NS	S

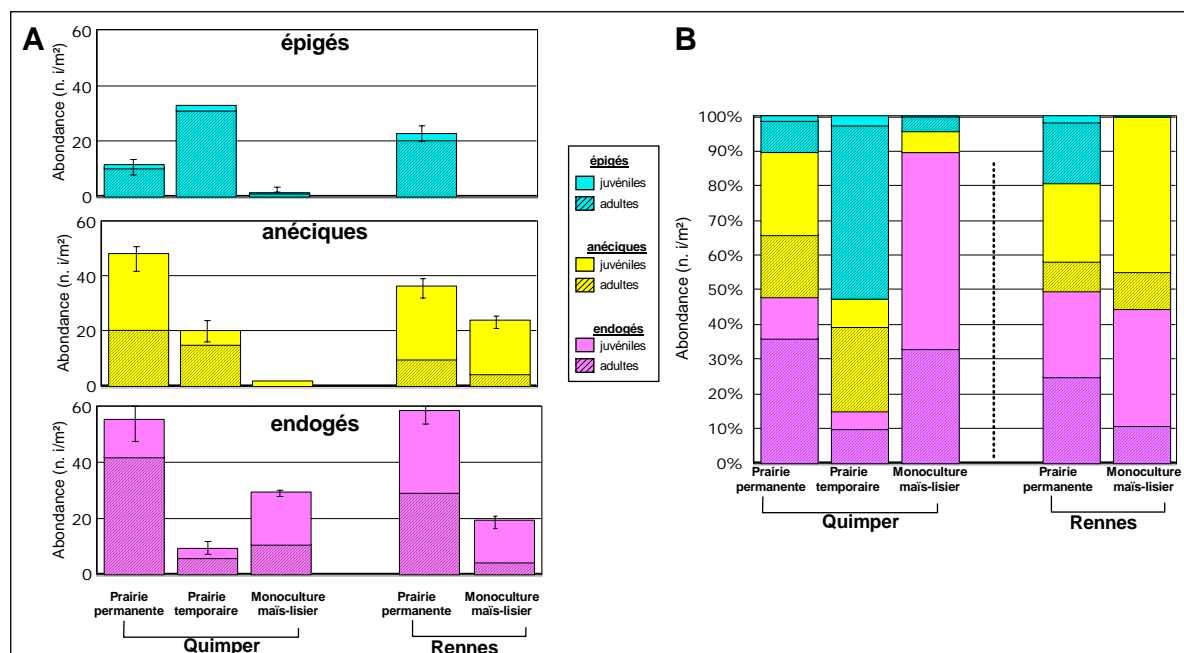


Figure 15 : Abondances moyennes absolues (A) et relatives (B) des "catégories écologiques-stade" observées dans les 5 modalités

3.121 Influence des systèmes cultureux

Les trois catégories écologiques apparaissent influencées significativement par les systèmes cultureux ($p < 0.05$), mais différemment suivant le site :

- **Sur Quimper**

- la prairie permanente présente un peuplement composé principalement d'endogés et d'anéciques (respectivement 48 % et 42%), les épigés ne correspondant qu'à 10% du peuplement,
- à l'inverse, la prairie temporaire présente un peuplement lombricien majoritairement constitué d'espèces épigées (52%) et dans une moindre mesure d'anéciques (33%), les endogés représentant 15 % du peuplement,
- le peuplement observé sur la monoculture maïs est nettement dominé par des espèces endogées (90%), alors que les anéciques et épigés ne représentent respectivement que 6 et 4% du peuplement.

- **Sur Rennes**

- le peuplement de la prairie permanente est principalement composé d'endogés et d'anéciques comme à Quimper, mais avec une dominance des endogés (respectivement 49,7% et 31,1%), les épigés représentant sur ce site 19,2% du peuplement,
- la monoculture maïs présente un peuplement assez équilibré entre anéciques (55,4%), et endogés (44,6%), les épigés étant absents de cette modalité.

→ Quel que soit le site, les pratiques associées à la monoculture maïs comparée aux systèmes prairiaux limitent le développement de l'ensemble des catégories écologiques, influençant principalement les espèces épigées qui peuvent totalement disparaître (Rennes) ; les espèces anéciques sont aussi sensibles aux conditions associées à la monoculture maïs, mais de manière variable suivant le site (elles sont très affectées sur le site de Quimper mais bien moins sur le site de Rennes), révélant ainsi **un effet combinant le système de culture et le site** sur la structure du peuplement en termes de catégories écologiques.

→ Sur le site de Quimper, la forte importance des épigés en prairie temporaire comparée à la prairie permanente suggère l'impact négatif du pâturage présent sur la prairie permanente uniquement.

3.122 Influence sur l'âge-ratio des catégories écologiques

Compte tenu du stade de maturité sexuelle des individus, au sein d'un même groupe écologique, les lombriciens ne réagissent pas tous de manière identique :

- la communauté d'endogés en prairie permanente est dominée par des adultes sur Quimper (75%) ou composée de manière égale entre adultes et juvéniles à Rennes, alors que sous maïs, elle est dominée par des juvéniles (63% sur Quimper et 74,6% sur Rennes),
- la communauté d'anéciques en prairie comprend 43% d'adultes sur Quimper et 27% sur Rennes, alors que sous maïs, elle est composée quasi exclusivement de juvéniles (100% sur Quimper et 80% sur Rennes).

→ La monoculture maïs est caractérisée par une forte dominance de juvéniles, elle affecte essentiellement les individus de "grande taille", c'est à dire majoritairement les adultes qu'ils soient endogés ou anéciques.

Cette étude permet trois principales conclusions :

- les conditions pédo-climatiques n'influent pas de manière significative les catégories écologiques,
- les systèmes cultureux engendrent des structures en termes de catégories écologiques caractéristiques de l'intensité de la pression anthropique :
 - le système prairial permanent présente une structure liée aux catégories écologiques plus équilibrée (présence des trois catégories écologiques, les endogés et les anéciques étant en densités sensiblement similaires), ainsi qu'une dominance d'adultes (sur Quimper) ou un équilibre adulte/juvenile (sur Rennes)
 - le système monoculture-maïs présente une structure liée aux catégories écologiques moins équilibrée (diminution importante d'une ou de deux catégories écologiques et maintien des endogés), et une dominance de juvéniles.
 - le système prairial temporaire (sur Quimper), après une année de prairie, présente une structure liée aux catégories écologiques moins équilibrée (une forte densité d'épigés) et une domination d'adultes.

L'importance relative des catégories écologiques apparaît comme un descripteur caractéristique de la pression anthropique.

- l'influence des systèmes cultureux est variable suivant les contextes pédo-climatiques, mettant en avant un effet combinant système de culture et site.

3.13 Caractérisation taxonomique des peuplements

Le chapitre précédent a permis de préciser l'influence des systèmes cultureux associés aux contextes pédo-climatiques sur les différentes catégories écologiques. L'objectif de cette partie est maintenant de préciser comment les différentes espèces constituant les catégories écologiques, sont influencées par ces facteurs agro-pédo-climatiques.

Rappel : Après avoir décrit les différentes espèces observées sur l'ensemble des modalités, la caractérisation taxonomique du peuplement lombricien est faite premièrement en termes de présence/absence des espèces (composition taxonomique), puis en tenant compte de la densité de ces espèces (structure taxonomique).

3.131 Descriptif des taxons observés

Les taxons observés sur les modalités sont répertoriés dans le tableau 10, ainsi que leur code d'étude, leurs principales caractéristiques morphologiques et leur sensibilité notamment vis-à-vis de la ressource en matière organique.

Tableau 10 : Liste des taxons

Taxons	Codes		Caractéristiques morphologiques		
	Juvéniles	Adultes	Taille (mm)	Poids (mg)	Diam. Equivalent (mm)
<u>Epigés</u>					
<i>D. mammalis</i> (Savigny, 1826)	DMjv	DMad	32-41	90-105	1
<i>D. octaedra</i> (Savigny, 1826)	Dojv	DOad	30-60	80-100	1
<i>L. castaneus</i> (Savigny, 1826)	LCjv	LCad	35-60	100-150	2
<i>L. rubellus castenoides</i> (nov. subsp)	LRCjv	LRCad	30-60	120-200	1,5
<u>Anéciques</u>					
<u>Epi-anéciques</u>					
<i>L. friendi</i> (Cognetti, 1904) ¹⁷	LFjv	LFad	130-250	1300-2200	6
<i>L. terrestris</i> (Linné, 1758) ¹⁸	LTjv	LTad	130-250	3500-5000	7
<i>L. rubellus rubellus</i> (Hoffmeister, 1843)	LRRjv	LRRad	60-130	450-750	5
<u>Anéciques strictes</u>					
<i>A. giardi</i> (Ribaucout, 1901) ¹⁹	NGjv	NGad	150-250	2500-4300	6
<i>A. longa</i> ²⁰	NLjv	NLad	130-170	800-1700	4-5
<i>A. nocturna</i> ²¹	NNjv	NNad	90-180	1700-2200	6
<u>Endogés</u>					
<i>A. caliginosa typica</i> (Savigny, 1826) ²²	ACjv	ACad	60-80	400-700	3-4
<i>A. caliginosa</i> f. <i>trapezoides</i> (Dugès, 1828)	ATjv	ATad	60-80	800-1000	4
<i>A. chlorotica chlorotica albanica</i> (Savigny, 1826)	ACAjv	ACAad	50-80	150-350	3
<i>A. chlorotica chlorotica typica</i> (Savigny, 1826)	ACTjv	ACTad	50-80	150-350	3
<i>A. ictérica</i> (Savigny, 1826)	Aljv	Alad	70-90	600-700	4
<i>A. rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	Arjv	ARad	40-70	200-300	3
<i>O. cyaneum</i> (Savigny, 1826)	OCjv	OCad	110-130	1200-1400	4-5

¹⁷ Synonyme : *L. papillosus* : friendi, 1983, non Muller, 1776¹⁸ Synonyme *L. herculeus* (Savigny, 1826)¹⁹ Synonyme de l'espèce : *Nicodrilus giardi giardi* (Savigny, 1826) ; seul Aporectodea sera utilisé au cours de l'étude²⁰ Synonyme : *Nicodrilus longus longus* (Ude, 1886)²¹ Synonyme : *Nicodrilus nocturnus* (Evans, 1946)²² Synonyme de l'espèce : *Nicodrilus caliginosus caliginosus* (Savigny, 1826) ; seul Aporectodea sera utilisé au cours de l'étude

Une description plus détaillée des taxons, basée sur la synthèse de Bouché (1972), est proposée en annexe 3, présentant les traits morphologiques des taxons.

En ce qui concerne *L. rubellus rubellus*, se basant sur ses caractéristiques morpho-écologiques, Bouché (1972) classe ce taxon comme épigé. De fait, le taxon est le plus souvent associé à *L. rubellus castenoides*, et nombreuses sont les études qui font référence à l'espèce *L. rubellus* sans précision aucune de la sous espèce.

Cependant, en 1982, Stockdill étudiant l'influence de l'introduction de vers de terre sur la productivité végétale, qualifie cette espèce de petit épi-anécique. Ce changement d'attribution de catégorie écologique s'est confirmé depuis par les travaux de Springett & Gray (1996), et ceux de Francis & Fraser (1998) qui, décrivant les réseaux de galeries créés par cette espèce, montrent que *L. rubellus rubellus* génère un réseau de galeries pouvant atteindre 20 cm de profondeur, ce qui correspond à un trait anécique.

➔ Compte tenu de ces travaux, nous avons classé *L. r. rubellus* dans la catégorie des anéciques.

3.132 Composition taxonomique des modalités

En première analyse, **17 taxons** ont été observés sur l'ensemble des modalités (tableau 11), et le regroupement des sous-espèces et variétés aboutit au dénombrement de 14 espèces sur un total des 21 connues en Bretagne.

Tableau 11 : Présence/absence des taxons observés sur les sites de Quimper et de Rennes, les taxons rares étant entre parenthèses ; richesses taxonomiques des modalités d'étude

	Quimper			Rennes	
	Prairie perma.	Prairie temp.	Maïs L	Prairie perma.	Maïs L
<i>D. mammalis</i> (DM)				+	
<i>D. octaedra</i> (DO)	(+)				
<i>L. castaneus</i> (LC)	+	+	(+)	+	
<i>L. r. castenoides</i> (LRC)	+	+	(+)	(+)	
<i>L. friendi</i> (LF)	+	+	+		
<i>L. terrestris</i> (LT)				+	+
<i>L. r. rubellus</i> (LRR)	+	+		(+)	+
<i>A. giardi</i> (NG)				+	+
<i>A. longa</i> (NL)	+	+		+	
<i>A. nocturna</i> (NN)	+	(+)			
<i>A. c. caliginosa</i> (AC)	+	(+)	+	+	+
<i>A. c. f. trapezoides</i> (AT)	+	+	+		
<i>A. c. chlorotica albanica</i> (ACA)	+	(+)	(+)	+	
<i>A. c. chlorotica typica</i> (ACT)	+	(+)	(+)	+	(+)
<i>A. icterica</i> (AI)	(+)		(+)	+	+
<i>A. r. rosea</i> (AR)	+	(+)	+		+
<i>O. cyaneum</i> (OC)		(+)		(+)	(+)
Nb. total de taxons non rares	11	6	4	9	6
<i>Nb. total de taxons avec taxons rares</i>	13	12	9	12	8

Les sites de Quimper et de Rennes présentent respectivement un maximum de 14 à 13 taxons. Cependant, certains de ces taxons sont observés avec une forte densité alors que d'autres présentent une très faible densité : un seul individu de *D. octaedra* a été observé sur l'ensemble

des prélèvements de la prairie saine de Quimper, de même *O. cyaneum* est observé en moyenne à une densité inférieure à 1 i/m². La présence de ces taxons rares peut être délicate à analyser, en effet leur absence peut signifier (i) soit une absence réelle, (ii) soit une absence d'information relative au taxon liée à un biais de l'échantillonnage ou à des variations de nature stochastique.

En se basant sur les résultats des travaux de Cannavacciuolo (1998)²³, une densité minimale **de 4 i/m²** a été fixée pour définir les taxons **rares** (sur les trois échantillonnages effectués par modalité, l'observation d'une seule densité de 4i/m² est suffisante pour déclarer le taxon non rare).

3.1321 Richesse taxonomique

Comparant les systèmes cultureux au sein d'un même contexte pédo-climatique, quelles que soient les conditions pédo-climatiques, la monoculture maïs est associée à une richesse taxonomique plus faible que celle observée dans la prairie permanente (de 4 à 6 en maïs vs de 9 à 11 en prairie), celle de la prairie temporaire sur le site de Quimper étant intermédiaire à celles des deux autres systèmes cultureux (6 taxons).

Comparant les systèmes cultureux entre les deux contextes pédo-climatiques, aucune différence liée aux sites n'est observée : la prairie de Quimper présente une richesse taxonomique plus importante que celle de Rennes (11 vs 9 taxons), alors que le maïs présente une richesse taxonomique moins importante (6 vs 4 taxons).

→ les conditions pédo-climatiques n'influencent pas la richesse taxonomique des peuplements lombriciens, au contraire des systèmes cultureux : l'intensité d'anthropisation d'un milieu est associée à une diminution de la richesse taxonomique.

3.1322 Similarité taxonomique

Comparant les systèmes cultureux au sein d'un même contexte pédo-climatique (tableau 12), sur le site de Quimper, les deux systèmes prairiaux présentent entre eux une similarité taxonomique importante (0.7), alors que leur similarité respective avec le système monoculture est plus faible (respectivement 0.5 pour la prairie permanente et le maïs, et 0.4 pour la prairie temporaire et le maïs) ; de la même manière, sur le site de Rennes, la similarité taxonomique est faible entre les deux systèmes cultureux (0.53).

Tableau 12 : Matrice de similarité appliquée aux taxons non rares (indice de Sorensen) entre les 5 stations

	QPP	QPT	QML	RPP	RML
QPP	1				
QPT	0.7	1			
QLM	0.5	0.4	1		
RPP	0.5	0.26	0.15	1	
RML	0.35	0.16	0.4	0.53	1

Comparant entre eux les systèmes cultureux des deux contextes pédo-climatiques, la similarité taxonomique des monocultures maïs ainsi que celle des prairies permanentes sont faibles (respectivement 0.4 et 0.5), et de surcroît apparaissent plus faibles que les similarités intra-sites.

²³ les travaux de Cannavacciuolo (1998) portant sur un milieu homogène prairial, s'étaient basés sur des critères statistiques pour définir les espèces rares (mode nulle et médiane), cependant dans le cadre de notre étude, l'hétérogénéité du milieu peut fortement influencer ces densités, et l'utilisation de tels critères statistiques ne semble pas adaptée.

➔ la similarité taxonomique entre stations, reflétant le nombre d'espèces communes, est avant tout liée aux conditions pédo-climatiques et secondairement aux systèmes cultureux.

3.1323 Distribution des taxons

Certains taxons présentent une **large distribution** et ne pourront donc être caractéristiques d'une station particulière. C'est le cas de *L. r. rubellus*, d'*A. caliginosa typica* et d'*A. r. rosea*, ainsi que d'*O. cyaneum* (taxon rare). Cette large distribution est en accord avec la bibliographie (Bouche, 1972 ; Binet, 1993).

Au contraire, d'autres taxons présentent des **distributions plus réduites (ou en tache)** en lien avec les conditions pédo-climatiques ou les systèmes cultureux. Ces taxons pourront être caractéristiques des conditions agro-pédo-climatiques ou des usages agricoles des parcelles.

• Taxons liés aux sites d'étude

Comparant la composition taxonomique des deux sites d'étude, les taxons peuvent être regroupés en trois groupes (tableau 13) :

- les taxons inféodés aux conditions d'un milieu et qui ne sont donc observés strictement que sur un milieu,
- les taxons sensibles aux conditions d'un milieu et qui sont observés préférentiellement sur un des 2 sites et correspondent à des taxons rares sur l'autre site²⁴,
- les taxons ubiquistes qui sont observés sur les deux sites.

Tableau 13 : Liste des taxons inféodés, sensibles ou ubiquistes aux conditions pédo-climatiques

Sites	Taxons inféodés	Taxons sensibles	Taxons ubiquistes
Quimper	<i>D. octaedra</i>	<i>L. rubellus castenoides</i>	<i>L. castaneus</i>
	<i>L. friendi</i>		<i>L. r. rubellus</i>
	<i>A. nocturna</i>		<i>A. longa</i>
	<i>A. caliginosa f. trapezoides</i>		<i>A. caliginosa typica</i>
Rennes	<i>D. mammalis</i>	<i>A. icterica</i>	<i>A. r. rosea</i>
	<i>L. terrestris</i>		
	<i>A. giardi</i>		

• Taxons liés aux systèmes cultureux

La monoculture-mais, quel que soit le site d'étude, n'est caractérisée par la présence d'aucun taxon particulier. En revanche, les systèmes prairiaux sont caractérisés par la présence exclusive de plusieurs taxons ou taxon-stade :

- taxons épigés : *D. mammalis* (observé sur Rennes) et *D. octaedra* (observé sur Quimper, mais taxon rare), *L. castaneus* (observé sur les deux sites), *Lumbricus r. castenoides* (observé sur Quimper),
- taxons anéciques : *A. longa* (observé sur les deux sites), *A. nocturna* (observé exclusivement sur Quimper),
- taxons endogés : *A. c. chlorotica albanica*, *A. c. chlorotica typica* (observés sur les deux sites), *O. cyaneum* (taxon rare)

➔ Certains taxons ne sont observés significativement qu'en système présentant de faibles contraintes anthropiques, définissant ainsi un seuil de sensibilité de certaines espèces aux pressions anthropiques.

• Taxons liés à l'interaction site et systèmes cultureux

Certains taxons apparaissent influencés tant par les conditions pédo-climatiques du milieu que par le système culturel (tableau 14).

Tableau 14 : Liste des taxons sensibles au site et au système culturel

Site	Système culturel	
	Système Prairial	Prairie permanente
Quimper	<i>L. rubellus castenoides</i> <i>A. longa</i>	<i>A. nocturna</i>
Rennes		<i>D. mammalis</i>

3.133 Structure taxonomique

L'étude de la structure taxonomique tient compte de l'ensemble du peuplement (taxons rares compris) et des stades de développement (étude des "taxons-stade").

3.1331 Diversité taxonomique des modalités d'étude

Les abondances relatives des "taxons-stade" sont représentées sur la figure 16A pour le site de Quimper et 17A pour le site de Rennes. La diversité (indice de Simpson) et l'équitabilité des peuplements sont notées sur les diagrammes rang-fréquences dont la forme de la courbe renseigne de l'équitabilité, la hauteur de l'axe des ordonnées donne l'abondance relative des taxons et l'axe des abscisses leur nombre (Figures 16B, & 17B).

Sur le site de Quimper

- Prairie permanente (QPP) : le peuplement présente la diversité taxonomique et l'équitabilité taxonomique la plus importante des trois modalités mais qui restent encore faibles (respectivement $Di=6.2$ et $EDi = 0.47$) : le peuplement est dominé par **un taxon anécique, *L. friendi* (32% : 11% adultes, 21% juvéniles)**, les autres taxons étant observés avec des densités relatives régulièrement décroissantes ; parmi ces derniers, se distinguent **deux taxons endogés** observés principalement au stade adulte : ***A. caliginosa* (24%, dont 15% par *A. caliginosa typica* et 9% par *A. caliginosa f. trapezoides*) et *A. c. chlorotica sp.* (18% dont 11% par *A. c. chlorotica albanica* et 7% *A. c. chlorotica typica*)**.

Le reste du peuplement est composé d'un cortège de taxons épigés (10% dont *L. r. castenoides* 6% et *L. castaneus* 4%), de taxons anéciques (respectivement 4.3% *A. longa* et 2.6% *A. nocturna*), les deux autres taxons endogés représentant 5 % du peuplement (3% *A. r. rosea* et 2% *A. ictérica*).

Ces proportions sont associées à de fortes abondances absolues puisque à titre d'exemple *L. friendi* représente 37 i/m² (13 adultes/m² et 24 juvéniles/m²), *A. caliginosa sp.* 28 i/m² et *A. c. chlorotica sp.* 20 i/m². En ce qui concerne les faibles densités relatives, il faut noter que les taxons anéciques *A. sp.* représentent 8 i/m² (6.6 adultes /m²).

²⁴ Dans le cas de *Dendrobaena octaedra*, cette espèce est considérée comme rare dans notre étude, mais sa distribution en tâche inféodée aux sites est en accord avec la bibliographie (Binet, 1993).

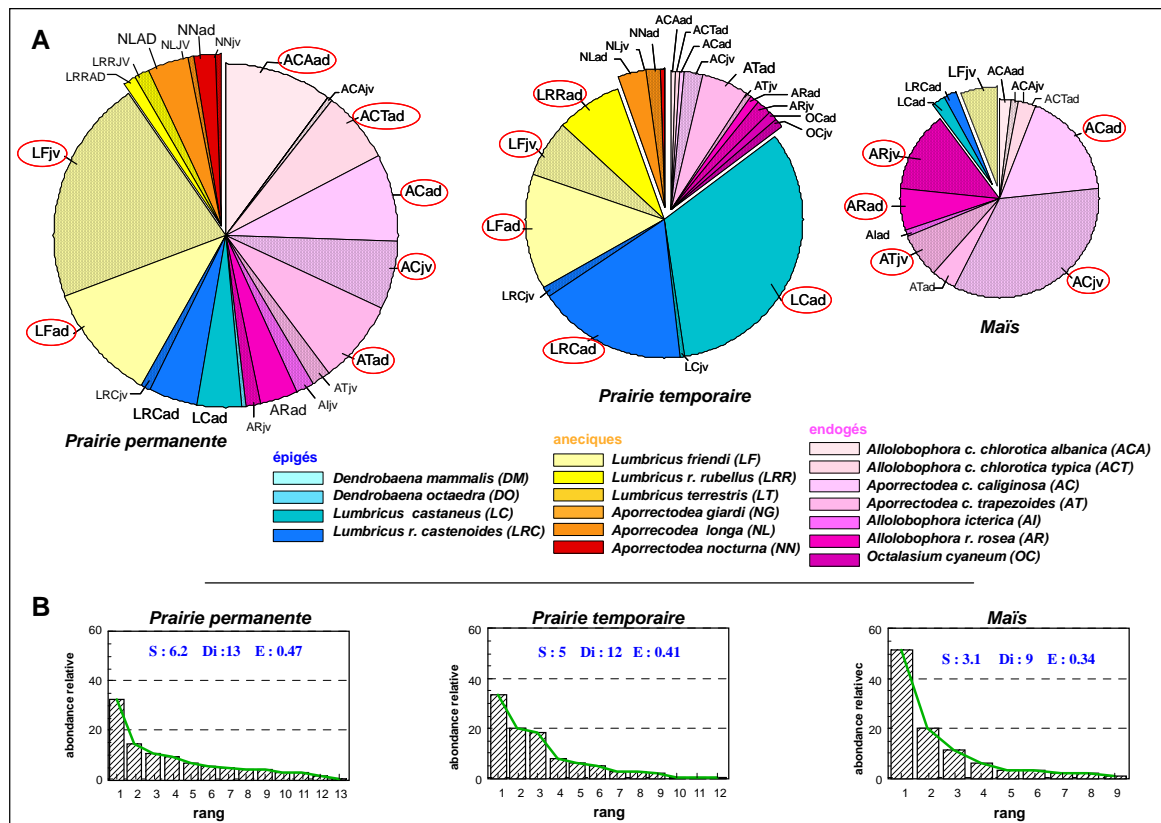


Figure 16 : Site de Quimper **(A)** Abondance relative moyenne des "Taxons-stade" observées sur les modalités (la taille des camemberts rend compte de la densité lombricienne), **(B)** diagrammes rang-fréquences des différentes modalités (S : indice de diversité de Simpson, Di : diversité maximum (nombre de taxons), E : équitabilité)

- Prairie temporaire (OPT)** : le peuplement lombricien présente une diversité et une équitabilité légèrement moins importantes que sur la prairie permanente (respectivement Di = 5 et EDI = 0,41) ; ceci s'explique par un peuplement dominé par deux taxons **épigés**, qui représentent **50%** du peuplement et sont observés principalement au stade adulte **L. castenoides** (adultes : 33%) et **L. r. castenoides** (adultes : 17%), et par un taxon **anécique** **L. friendi** (21% du peuplement, adulte : 14% et juvénile : 7%). Deux autres taxons anéciques représentent **13** % du peuplement, il s'agit de **L. r. rubellus** (8%) et d'**A. longa** (5%).

Le reste du peuplement (15%) est composé d'un cortège de taxons endogés (*A. caliginosa f. trapezoides* 6%).

En abondance absolue, ces taxons présentent des densités nettement plus importantes que celles observées sur le maïs : les taxons épigés sont de l'ordre de 31.6 i/m² (respectivement 20,3 i/m² pour *L. castaneus* et 11,3 i/m² pour *L. rubellus castenoides*), les taxons anéciques de l'ordre de 20 i/m² (respectivement 12,3 i/m² pour *L. friendi*, 4,7 i/m² pour *L. rubellus rubellus* et 3 i/m² pour *A. longa*)

- Monoculture maïs (QM)** : le peuplement lombricien présente une très faible diversité taxonomique (3,1) et une très faible équitabilité (0,34) traduisant le déséquilibre de la structure taxonomique du peuplement : domination très marquée par *A. caliginosa typica* (adultes : 17%, juvéniles : 34%) et dans une moindre mesure par *A. r. rosea* (adultes : 7%, juvéniles : 13%) et *A. caliginosa f. trapezoides* (juvénile : 7%, adultes : 4%) ; il est d'ailleurs notable que les deux sous-espèces **d'A. caliginosa sp.** représentent à elles seules **63%** du

peuplement. La densité de ces taxons reste malgré tout très faible : la densité moyenne d'*A. caliginosa typica* est de 16,9 i/m² dont 5,6 adultes/m² et 11,3 juvéniles/m².

Le seul taxon anécique présent est *L. friendi*, observé au stade juvénile en moyenne à 2 i/m² (6% du peuplement).

Le reste du peuplement lombricien (11%) est composé d'un cortège d'espèces principalement endogées (*A. c. chlorotica* sp.)

→ sur le site de Quimper, les peuplements lombriciens présentent de faibles équitabilités qui s'expliquent notamment par la présence de taxons rares et par la présence d'espèces très majoritaires. Parmi ces espèces très majoritaires, certaines sont communes à des systèmes culturaux très contrastés (*A. caliginosa*) suggérant une faible sensibilité aux contraintes environnementales ; au contraire, d'autres ne sont majoritaires que dans un type de système, comme c'est le cas de *L. friendi* majoritaire dans les deux systèmes prairiaux.

Cette étude montre aussi que les conditions associées à une monoculture maïs génèrent un peuplement lombricien présentant une équitabilité plus faible que les peuplements observés en système prairial, ce qui indique qu'au-delà de la faible diversité correspondant au nombre d'espèces, ces dernières ne peuvent se développer équitablement.

Comparant les équitabilités du maïs et de la prairie temporaire, il apparaît qu'après une année de prairie la diversité taxonomique du peuplement est meilleure. Ce dernier résultat suggère que l'arrêt des perturbations anthropiques permette rapidement une recolonisation du milieu par des espèces très sensibles à ces pressions comme l'ont souligné les travaux de Schwert (1990) et d'Edwards & Bohlen (1996) travaillant sur *L. terrestris*. Compte tenu des espèces présentes, il semblerait que *L. friendi* et les espèces épigées *L. r. castenoides* et *L. castaneus*, répondent très rapidement à cet arrêt de pressions anthropiques.

Sur le site de Rennes

- Prairie permanente (RPP) : le peuplement lombricien présente une diversité taxonomique et une équitabilité moyennes (respectivement $D_i=7$, $ED_i = 0,59$) : **aucun taxon** ne domine le peuplement de manière très marquée. Par ordre décroissant, le peuplement est composé tout d'abord de deux taxons endogés : *A. ictérica* (22% du peuplement, adultes : 8%, juvéniles : 14%), et d'*A. caliginosa typica* (17% du peuplement, adultes : 7%, juvéniles 10%), et d'un taxon anécique : *A. giardi* (16% du peuplement, adulte : 3%, juvénile : 13%) ; puis d'une succession de taxons toutes catégories écologiques confondues dont les plus importantes : *L. terrestris* (12%), *L. castaneus* (11,6%) et *A. c. chlorotica* sp. (11%). Il est notable que *D. mammalis* qui est un taxon exclusif de la prairie permanente de Rennes, représente 7% du peuplement. Malgré une distribution relativement homogène des taxons, le grand nombre de taxons explique la faible équitabilité du peuplement.

En termes d'abondance absolue, les taxons sont présents en moyenne à 22 i/m² pour les plus importants et de 13 à 6 i/m² pour les autres. Seuls *A. longa* (NL) et *O. cyaneum* sont faiblement échantillonnés (respectivement 3 et 0,7 i/m²).

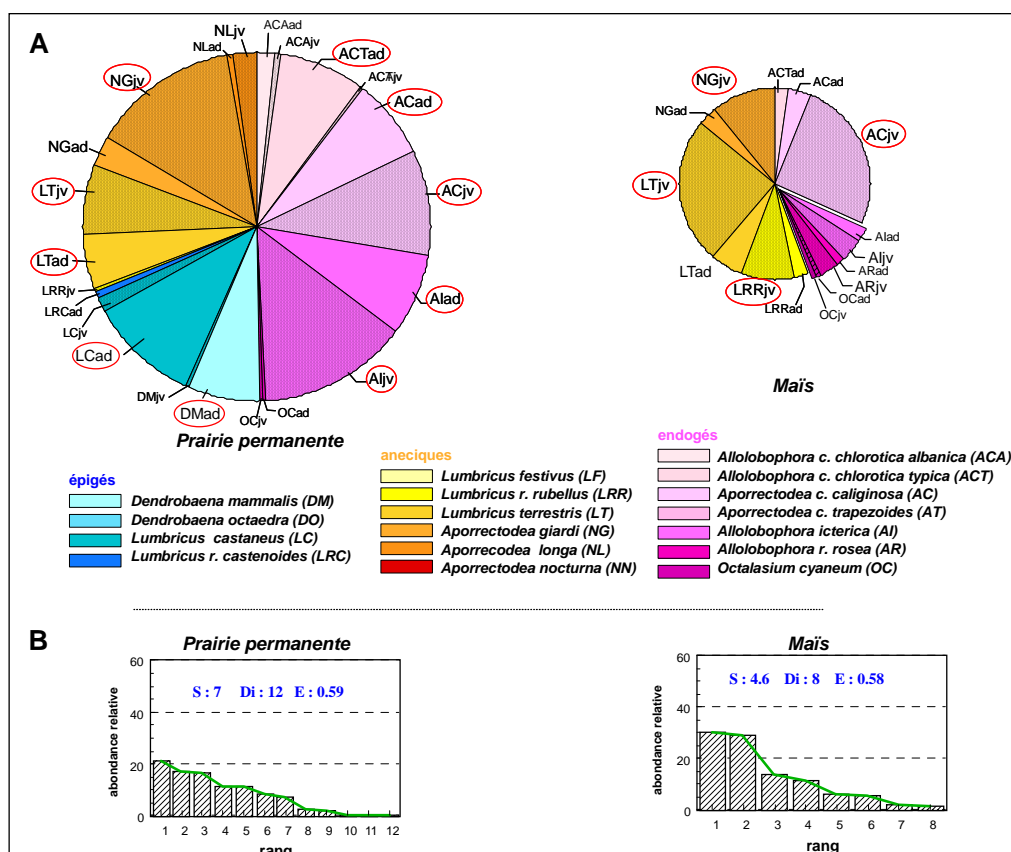


Figure 17 : Site de Rennes (A) Abondance relative moyenne des "Taxons-stade" observées sur les modalités (la taille des camemberts rend compte de la densité lombricienne), (B) diagrammes rang-fréquences des différentes modalités (S : indice de diversité de Simpson, Di : diversité maximum (nombre de taxons), E : équitabilité)

- **Monoculture maïs (RM)** : le peuplement lombricien présente une diversité taxonomique faible (4,6), et une équitabilité moyenne (0,6). Il est dominé par un premier duo de taxon l'un anécique, échantillonné essentiellement au stade juvénile : *L. terrestris* qui représente 30 % du peuplement (Adulte 5%, Juvénile 25%), et l'autre endogé : *A. caliginosa typica* échantillonné aussi essentiellement au stade juvénile et qui représente 30% du peuplement (adultes: 4%, juvéniles : 26%) ; puis par un second duo de taxons anéciques, échantillonnés au stade adulte : *A. giardi* (adulte : 11%, juvénile : 3%) et *L. r. rubellus* (adulte : 2% et juvéniles 9%). Le reste du peuplement est constitué de taxons endogés.

La densité de ces "taxon-stade" reste malgré tout relativement faible, puisque les deux taxons dominants (*L. terrestris* et *A. caliginosa typica*) présentent en moyenne 13 i/m², et les deux autres moins importants (*A. giardi*, *L. rubellus rubellus*) présentent de 5 à 6 i/m².

➔ Sur le site de Rennes, les peuplements lombriciens présentent des équitabilités sensiblement plus importantes que sur le site de Quimper, s'expliquant par l'absence d'espèces très majoritaires.

L'étude réalisée sur le site de Rennes, confirme la relation mise en évidence sur le site de Quimper à savoir qu'un système anthropisé est associé à une faible diversité taxonomique, mais elle ne confirme pas la relation avec l'équitabilité du peuplement (contrairement au site de Quimper, l'équitabilité du peuplement sur le site de Rennes est similaire quel que soit le système cultural) ; l'équitabilité semble donc plus lié aux taxons présents et aux conditions du milieu qu'aux contraintes anthropiques.

Cette étude confirme aussi la plasticité d'*A. caliginosa* vis à vis des contraintes environnementales ; cette espèce est très bien représentée quel que soit le système cultural. Par contre, en ce qui concerne la sensibilité de *L. terrestris* aux contraintes liées à la monoculture maïs, notre étude n'a pas confirmé les travaux de Schwert (1990) et d'Edwards & Bohlen (1996) (qui indiquent la sensibilité de cette espèce au labour).

3.1332 Distribution taxonomique fonctionnelle

Après avoir décrit les structures taxonomiques des peuplements des différentes modalités, l'objectif de cette partie est (i) de mettre en évidence des facteurs explicatifs de ces distributions (ii) d'extraire des "taxon-stade" caractéristiques des différents contextes agro-pédologiques. Cette étude est réalisée par une analyse multivariée.

Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)

Les valeurs d'abondance des 33 "taxon-stade", définissant 33 variables dites "variables d'intérêt", et recensées dans les 15 relevés de terrain (3 répétitions pour chacune des 5 modalités) sont synthétisées dans un tableau de contingence "taxon-stade"/"relevés" (annexe 4). Ce tableau de contingence "A" est soumis à une Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) afin d'évaluer l'inertie totale contenue dans le tableau.

53.1% de l'inertie totale de ce tableau est extraite par les deux premiers axes, respectivement **33.9%** pour l'axe 1, **19.2%** pour l'axe 2 (figure 18). **L'axe 1** est "construit" principalement par l'opposition des modalités "prairie" des deux sites d'étude (contribution globale de 36% pour RPP et de 27% pour QPP), rendant compte de l'effet "**site**" sur la distribution des lombriciens. La plupart des modalités, sauf le maïs Quimper QM, sont fortement corrélées à cet axe, indiquant la sensibilité des modalités à l'effet site : les modalités du site de Rennes (R) sont corrélées positivement avec l'axe, et ceux de Quimper (Q) sont corrélées négativement. **L'axe 2** est "construit" principalement par l'effet des activités culturelles (contribution globale de 27.9 % pour QM, 18% pour QPP, 36.3% pour QPT). Cet axe qui rend compte de l'effet "**mise en culture**" reflète "l'intensité des activités anthropiques" : les modalités présentant les fortes pressions anthropiques sont positionnées négativement sur l'axe (cas des maïs des deux sites), celles présentant les plus faibles contraintes (cas des prairies permanente) sont plus proches de l'origine de cet axe.

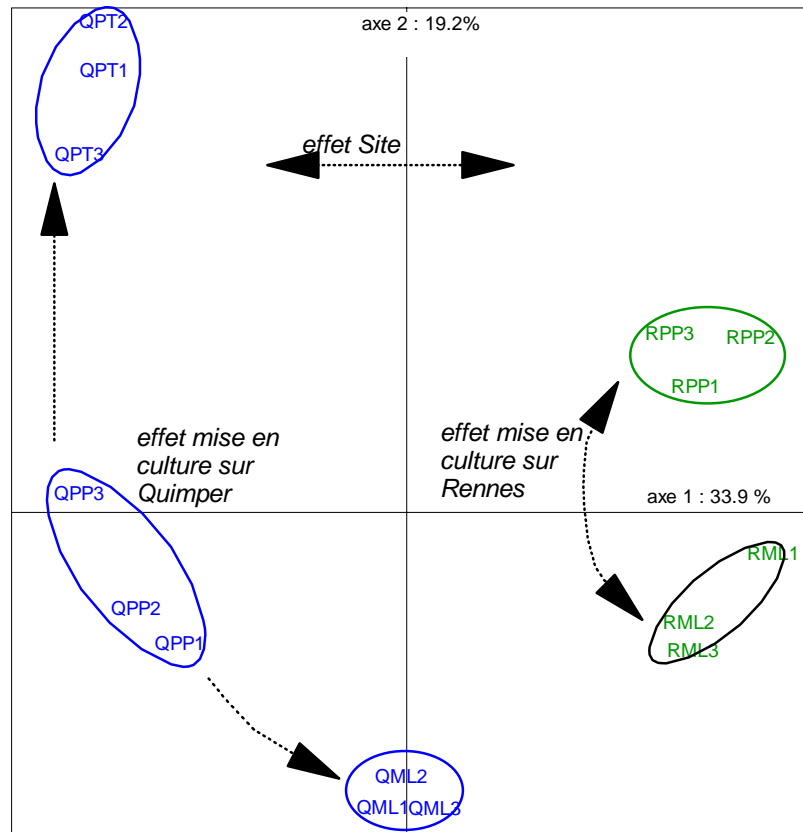


Figure 18 : Représentation graphique de l'AFC, plan 1-2

L'axe 3 représente 13% de l'inertie totale (figure 19). La majorité de l'inertie étant liée à RML2 (53%), cette dernière modalité a été placée en modalité supplémentaire. Cet axe 3 sépare les systèmes avec cultures annuelles en monoculture maïs ou en rotation prairie corrélés négativement avec l'axe, des systèmes culturaux agronomiques pérennes (prairies permanentes) corrélés positivement.

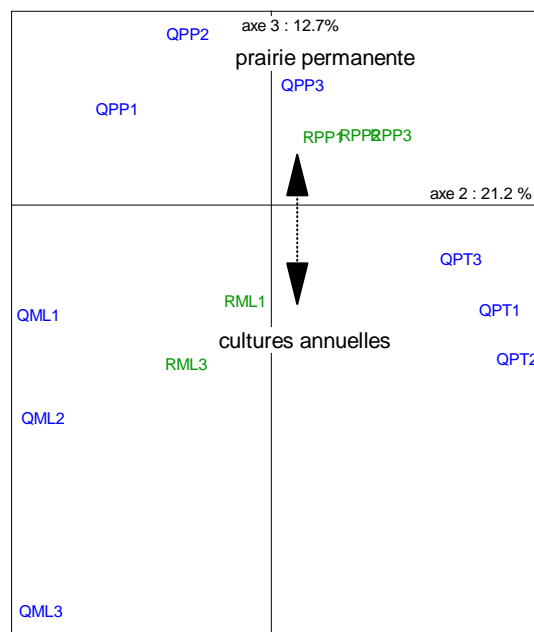


Figure 19 : Représentation graphique de l'AFC, plan 2-3

Distribution des "taxon-stade"

Cette étude permet de regrouper les taxons ou les "taxon-stade" pour lesquels la variation de la distribution est influencée par un facteur commun (site ou système de culture) ou un ensemble de facteurs communs. De plus, la comparaison des résultats issus de l'analyse multivariée à ceux issus de l'étude de la composition taxonomique (§ 3.132) va permettre de confirmer ou d'infirmer le fait que certains "taxon-stade" soient caractéristiques de contextes agro-pédo-climatiques.

Les "taxon-stade" présents peuvent être regroupés comme suit :

- **Groupe 1 : taxon-stade à distribution dépendante du site** (taxon-stade fortement corrélés à l'axe 1). Les taxons ordonnés négativement avec l'axe 1 sont caractéristiques du site de Quimper, ceux ordonnés positivement avec l'axe sont caractéristiques du site de Rennes (tableau 15).

Tableau 15 : Liste des taxons et des "taxon-stade" dont la variation de distribution est majoritairement expliquée par le site.

Site	Taxon	Taxon-stade	Caractéristique du taxon résultant de l'étude de la Composition taxonomique
Quimper	<i>L. friendi</i>	Ad. (LFad)	Inféodé Quimper
	<i>A. caliginosa f. trapezoides</i>	Ad (ATad)	Inféodé Quimper
	<i>A. longa</i>	Ad (NLad)	Ubiquiste , Caractéristique prairie
	<i>L. r. castenoides</i>	Jv. (LRCjv)	Sensible Quimper, Sensible prairie
Rennes	<i>A. giardi</i>	Ad. (NGad)	Inféodé Rennes
		Jv. (NGjv)	
	<i>A. ictérica</i>	Ad. (Alad)	Sensible Rennes
	<i>L. terrestris</i>	Ad. (LTad)	Inféodé Rennes

Les "taxon-stade" dont la variation de distribution est principalement expliquée par le site correspondent à des taxons définis comme inféodés ou sensibles aux conditions du site lors de l'étude de la composition taxonomique.

Ces "taxon-stade" sont donc caractéristiques d'un site tant par leur seule présence/absence que par leur densité. L'analyse multivariée permet de distinguer au sein des taxons, les formes juvéniles ou adultes plus particulièrement sensibles à l'effet site.

- **Groupe 2 : taxons-stade à distribution dépendante du système cultural** (taxons fortement corrélés à l'axe 2). Les taxons corrélés négativement avec l'axe sont caractéristiques des systèmes fortement anthropisés (monoculture maïs), les taxons proches de l'origine de l'axe ou corrélées positivement sont caractéristiques des systèmes à plus faibles pressions anthropiques (prairies permanentes et prairies temporaires) (tableau 16).

Tableau 16 : Liste des taxons et des "taxon-stade" dont la variation de distribution est expliquée par les systèmes culturaux.

Système Cultural	Taxon	Taxon-stade	Caractéristique du taxon résultant de l'étude de la Composition taxonomique
Prairie Permanente	<i>A. c. chlorotica typica</i>	Ad. (ACTad)	Caractéristique prairie Permanente
Prairies Temporaire & Permanente	<i>A. longa</i>	Jv. (NLjv)	Caractéristique des prairies
	<i>L. castaneus</i>	Ad. (LCad)	Caractéristique des prairies
Monoculture Maïs	<i>A. r. rosea</i>	Jv. (ARjv)	Large distribution
	<i>L. r. rubellus</i>	Jv. (LRRjv)	Large distribution
	<i>A. caliginosa typica</i>	Ad. (ACad)	Large distribution
		Jv. (Acjv)	

L'analyse multivariée confirme le rôle joué par certains "taxon-stade" dans la caractérisation des systèmes prairiaux mise en évidence par l'étude de la composition taxonomique.

En ce qui concerne les "taxon-stade" caractéristiques des systèmes monoculture maïs, ces derniers présentaient une large distribution lors de l'étude de la composition taxonomique. L'analyse multivariée met en évidence le fait qu'en termes de densité, ces "taxon-stade" peuvent être caractéristiques de milieu à fortes pressions anthropiques.

- **Groupe 3 : taxon-stade à distribution dépendante du système cultural et du site** (taxons fortement corrélés aux axes 1 & 2). Ces taxons vont définir les taxons caractéristiques d'un système cultural observé sur un site (tableau 17).

Tableau 17 : Liste des taxons et des "taxon-stade" dont la variation de distribution est expliquée tant par le site que par le système cultural

Site	Système cultural	Taxon	Taxon-stade	Caractéristique du taxon résultant de l'étude de la Composition taxonomique
Quimper	Prairie Permanente	<i>A. c. chlorotica albanica</i>	Ad. (ACAad)	Caractéristique prairie
		<i>L. friendi</i>	Jv. (LFjv)	Inféodée Quimper
		<i>A. nocturna</i>	Ad. (NNad) Jv. (NNjv)	Inféodée Quimper, caractéristique Prairie P
	Prairie temporaire	<i>L. r. castenoides</i>	Ad (LRCad)	Sensible prairie, sensible Quimper
		<i>L. r. rubellus</i>	Ad (LRRad)	Large distribution
	Monoculture maïs	<i>A. c. f. trapezoides</i>	Jv (ATjv)	Inféodée Quimper
		<i>A. r. rosea</i>	Ad. (ARad)	Large distribution
Rennes	Prairie permanente	<i>A. ictérica</i>	Jv. (Aljv)	Large distribution
		<i>D. mammalis</i>	Ad. (DMad)	Inféodée à Rennes
	Monoculture Maïs	<i>L. terrestris</i>	Jv. (LTjv)	Inféodée à Rennes

La composition taxonomique des peuplements avait permis de mettre en évidence 4 taxons dont la présence/absence est influencée conjointement par le site et par système : *A. nocturna*, *A. longa*, *L. r. castenoides* et *D. mammalis*. L'influence de ces deux facteurs est confirmée pour 3 de ces taxons (*A. nocturna*, *L. r. castenoides* et *D. mammalis*, notés en gras dans le tableau). En ce qui concerne *A. longa* (NL), la différence s'explique par le fait que l'influence des facteurs est dissociable suivant le stade de développement : les juvéniles sont favorisés par la présence d'un couvert herbacé, alors que les adultes sont corrélés aux conditions pédo-climatiques.

- **Groupe 4 : taxon-stade à distribution indépendante du système cultural et du site** (taxons faiblement corrélés aux axes 1, 2 & 3) et pour lesquels des facteurs autres que ceux étudiés interviennent sur leur distribution. Cela concerne trois "Taxon-stade" épigés : *D. mammalis* (DMjv), *D. octaedra* (DOad), *L. castaneus* (LCjv) ; et 4 "Taxon-stade" endogés : *A. c. chlorotica typica* (ACTjv), *A. c. chlorotica albanica* (ACAjv), *O. cyaneum* (OCad, OCjv).

Cette absence de corrélation avec les facteurs d'étude s'explique par la très faible densité de ces "taxon-stade" récoltés dans cette étude ; de fait leurs variations de distribution sont non exploitables.

Cette partie de l'étude apporte trois résultats majeurs :

- L'étude de la structure taxonomique intégrant l'ensemble des facteurs a permis de hiérarchiser les paramètres influençant la distribution lombricienne : ainsi le contexte pédo-climatique est le facteur majeur influençant la distribution taxonomique lombricienne, le système cultural participant aussi de manière significative à cette distribution.
 - Cette étude a aussi permis de préciser les facteurs influençant la distribution des stades de développement des taxons, suggérant des besoins différents suivant le stade de développement.
 - L'analyse multivariée a permis de confirmer ou de compléter les résultats acquis lors de l'étude de la composition taxonomique (§ 3.132) à savoir que certaines "taxon-stade" sont caractéristiques des conditions pédo-climatiques et/ou des systèmes culturels
 - ➔ Les deux sites d'étude sont caractérisés par des taxons et des "taxon-stade" types :
Quimper est caractérisé par *L. friendi*, *A. caliginosa f. trapezoides*, *A. longa*, *L. r. castenoides*
Rennes est caractérisé par *A. giradi*, *L. terrestris*, *A. icterica*,
 - ➔ Alors que lors de l'étude de la composition taxonomique (présence/absence des taxons), seuls les peuplements des systèmes prairiaux avaient pu être discriminés par la présence de taxons types, cette étude multivariée par l'intégration des densités a permis de caractériser les TROIS systèmes culturels par des "taxon-stade" types, et notamment les monocultures maïs ; dans le cas des monocultures maïs, il a été mis en évidence que certains "taxon-stade" qui en présence/absence présentent une large distribution, résistent mieux aux pressions anthropiques que les autres "taxon-stade", ce qui leur confère le rôle de "taxon-stade" caractéristiques.
- Prairie permanente est caractérisée par *A. c. chlorotica typica*
- Prairie temporaire et permanente sont caractérisées par *A. longa* et *L. castaneus*
- Monoculture maïs est caractérisée par *A. r. rosea*, *L. r. rubellus* et *A. caliginosa typica*
- Prairie permanente est caractérisée par *A. c. chlorotica typica*

3.2 Echantillonnage par tri manuel

Cette partie de l'étude va permettre d'apprécier les caractéristiques des peuplements lombriciens lorsque sont intégrés les résultats issus du tri manuel d'un bloc de sol.

Afin de mieux appréhender les informations apportées par le tri manuel, les résultats caractérisant les peuplements lombriciens distingueront (i) les données issues du tri manuel seul, (ii) les données intégrant l'extraction au formol et l'extraction par le tri manuel.

Les caractéristiques des peuplements lombriciens seront successivement présentées par une approche globale (abondance et biomasse), par l'étude des catégories écologiques et par l'étude des espèces.

Afin d'alléger la lecture, seuls les graphes et les résultats principaux sont présentés ; le lecteur est invité à se référer à l'annexe 5 pour une information plus complète des résultats.

3.21 Caractérisation globale des peuplements lombriciens

Principaux résultats issus du tri manuel

- 1- Le tri manuel permet de récolter des individus majoritairement de petite taille et de faible poids (poids moyen individuel sur l'ensemble des modalités = 0.27 g),
- 2- La densité d'individus récoltés est fonction des modalités étudiées : plus importante en prairie permanente qu'en monoculture maïs, mais très faible en prairie temporaire (figure 21, tableau 1 de l'annexe 5).

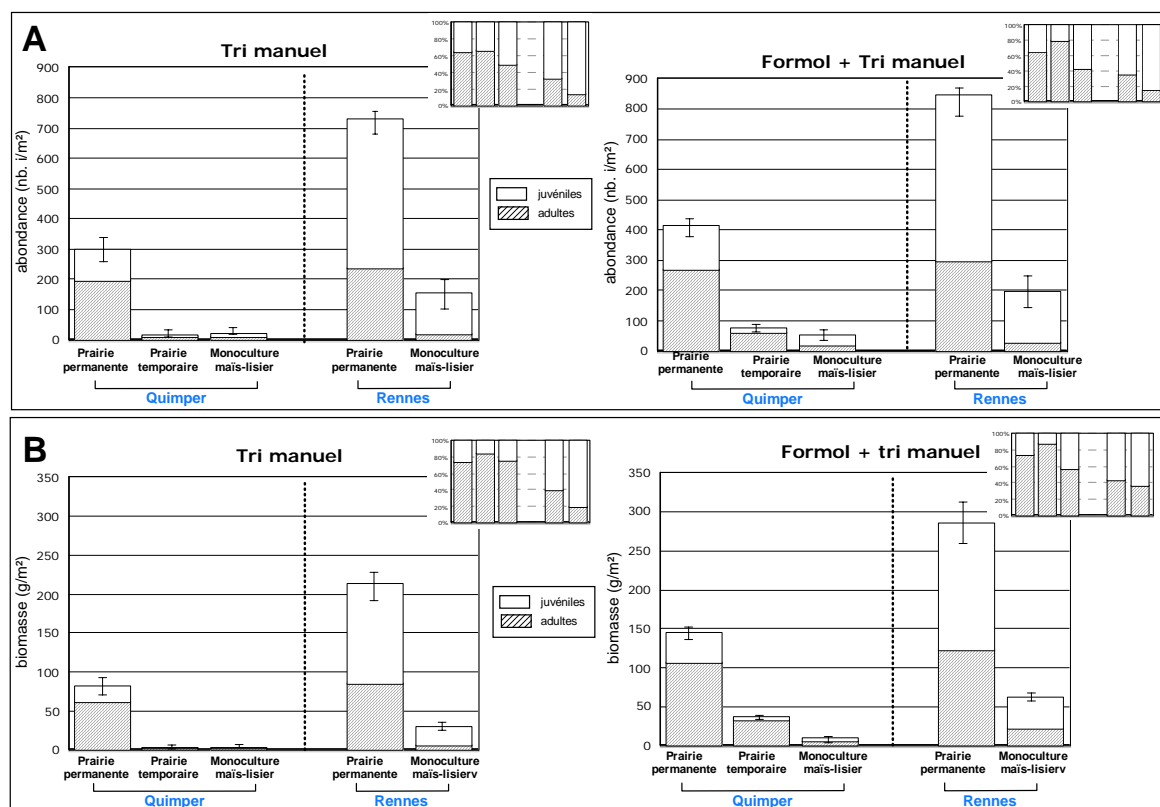


Figure 21 : Abondances (A) et biomasses (B) moyennes obtenues par le tri manuel et associées aux valeurs de formol. En "encart" sont précisées les abondances relatives.

→ **Le tri manuel confirme l'effet du système de culture** sur le développement lombricien démontré par les résultats issus de l'extraction au formol seul : la prairie permanente permet un développement lombricien (abondance et biomasse) significativement plus important que les systèmes monocultures (sur Quimper : 414 i/m² vs 54 i/m² et sur Rennes : 849 i/m² vs 198 i/m²). Il met en exergue l'influence négative d'une mise en culture temporaire sur les communautés lombriciennes (prairie temporaire vs prairie permanente). Alors qu'il permet de distinguer statistiquement les biomasses lombriciennes du système monoculture maïs lisier et de la prairie temporaire, **il ne permet plus de distinguer statistiquement les densités des peuplements de ces deux systèmes.**

Il confirme aussi **l'effet sélectif** des systèmes de culture : le système monoculture maïs affecte majoritairement les formes adultes, quel que soit le site.

→ **Il confirme l'effet site** sur les peuplements lombriciens, tout en complétant l'information acquise par les résultats "formol seul" : les conditions rennaises permettent le développement de biomasses lombriciennes 2 à 6 fois plus importantes que sur Quimper (respectivement 286 g/m² vs 145 g/m² en prairie permanente et 63 g/m² vs 10 g/m² en maïs), mais aussi le développement d'une densité lombricienne 2 à 4 fois plus importante (848 i/m² vs 414 i/m² en prairie permanente et 198 i/m² vs 54 i/m² en maïs). Cet effet site est plus important sur les systèmes monoculture maïs.

Il renforce aussi le déséquilibre de la structure d'âge propre aux deux sites : les individus sont majoritairement juvéniles sur le site rennais, alors qu'ils sont majoritairement adultes sur le site quimpérois (sauf maïs).

→ Les nouvelles valeurs de densités et de biomasses, intégrant les données issues du tri manuel, sont en accord avec les travaux de Binet (1993) ayant travaillé sur des sites identiques ou proches et ayant aussi utilisé une méthode combinant extraction au formol et tri manuel.

3.22 Caractérisation du peuplement par catégories écologiques

Principaux résultats issus du tri manuel

- 1- Quelle que soit la modalité, le tri manuel permet de récolter très majoritairement des endogés (80 % en moyenne des individus récoltés) sauf dans le cas de la prairie temporaire où aucun endogé n'est extrait (figure 22 et tableau 2 en annexe 5),
- 2- Les endogés sont essentiellement au stade adulte sur Quimper et au stade juvénile sur Rennes.

→ Le tri manuel confirme le fait que les conditions pédo-climatiques associées aux deux sites d'étude n'influent pas de manière discriminante la structure des peuplements lombriciens en liaison avec les catégories écologiques.

→ Il confirme en partie l'influence des systèmes culturels sur la structure des peuplements en liaison avec les catégories écologiques :

- le système monoculture maïs perturbe toutes les catégories écologiques, puisque comparée aux prairies (permanente ou temporaire), la densité absolue de chacune d'entre-elles y est significativement plus faible,

- parmi les 3 catégories écologiques et les deux stades de maturité sexuelle, les épigés et les adultes sont particulièrement sensibles aux conditions associées à la monoculture maïs.

→ En ce qui concerne l'importance relative des catégories écologiques, le tri manuel n'a pas confirmé le résultat obtenu lors de l'extraction au formol seul, à savoir que cette importance relative des catégories écologiques est caractéristique d'un gradient d'anthropisation (§ 3.12) : tous les systèmes culturels présentent des peuplements fortement dominés par une des trois catégories écologiques. Ainsi, les peuplements des prairies permanentes et des monocultures maïs sont dominés par des espèces endogées, la prairie temporaire étant dominée par des espèces épigées.

L'importance relative des catégories écologiques n'est plus caractéristique de l'intensité d'anthropisation, lorsque le formol et le tri manuel sont associées.

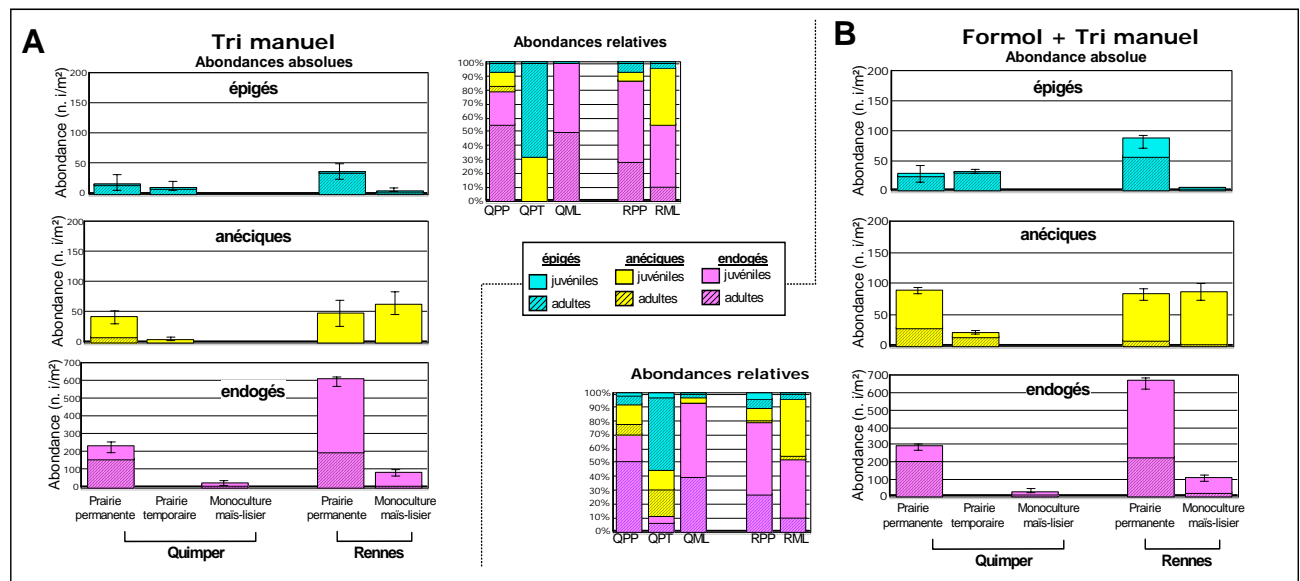


Figure 22 : Abondances moyennes des "catégories écologiques-stade" obtenues par tri manuel (A) et intégrées aux données formol (B). Pour une meilleure lisibilité, les données des épigés et des anéciques sont représentées sur une échelle de 0 à 200 i/m², alors que ceux des endogés sont représentés de 0-700 i/m²

3.23 Caractérisation taxonomique des peuplements

3.231 Descriptif des taxons extraits par le tri manuel

Globalement, le tri manuel a permis d'extraire 14 taxons, mais **aucun nouveau** par rapport à ceux extraits par le formol. Cette absence de modification de la richesse spécifique est un fait déjà rapporté par les travaux de Butt *et al.*, (1999).

Contrairement à cela, 3 taxons n'ont pas été échantillonnés par le tri manuel, il s'agit d'*A. nocturna* (NN), de *D. octaedra* (DO) et d'*O. cyaneum* (OC), confirmant entre autre le caractère rare des deux dernières (tableau 18).

Tableau 18 : Abondance moyenne par modalité des espèces extraites par tri manuel sur le bloc de sol

Modalité	AC	ACA	ACT	AI	AR	AT	DM	DO	LC	LF	LRC	LRR	LT	NG	NL	NN	OC
QML	1	0	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
QPP	6	0	0	2	3,33	3,67	0	0	0,33	1,33	0,67	0,67	0	0	0,67	0	0
QPT	0	0	0	0	0	0	0	0	0,33	0,33	0,33	0	0	0	0	0	0
RML	3,33	0	0,33	1	0,67	0	0,33	0	0	0	0	1,67	1,67	0,67	0	0	0
RPP	8,67	0,67	4,33	22,3	2,67	0	0	0	3,67	0	0,33	0	1	2	0	0	0
Moyenne	3,8	0,13	1	5,07	1,33	0,73	0,07	0	0,87	0,33	0,27	0,47	0,53	0,53	0,13	0	0

3.232 Composition taxonomique des modalités ²⁵

En ce qui concerne la **richesse taxonomique**, le tri manuel confirme le fait que les conditions pédo-climatiques, au contraire des systèmes culturaux, n'influencent pas la richesse taxonomique des peuplements lombriciens : malgré une augmentation du nombre de taxons communs en monoculture maïs et sur les deux modalités rennaises, l'intensification de l'anthropisation du milieu est accompagnée d'une diminution de la richesse taxonomique (tableau 3 en annexe 5).

En ce qui concerne la **similarité de composition taxonomique**, le tri manuel confirme que la similarité taxonomique entre les modalités est avant tout liée aux conditions pédo-climatiques (indice de similarité de Sorensen intra-sites = de 0.6 à 0.7) et secondairement aux systèmes de culture (indice de similarité entre prairies permanentes : 0.69, entre monoculture maïs : 0.46), et ceci malgré une augmentation des indices de similarités (tableau 4 en annexe 5).

En ce qui concerne la **distribution taxonomique**, comme lors de l'étude des données issues de l'extraction au formol seul, les taxons sont classés suivant leur distribution qui peut être de deux types : (i) large distribution, ou (ii) distribution liée ou à un contexte pédo-climatique, à un système cultural ou à l'interaction système cultural/contexte pédo-climatique.

Globalement, la distribution des espèces mise en évidence préalablement, est confirmée pour la majorité d'entre elles. Quelques différences sont cependant notables :

- **Taxons à large distribution**

Le tri manuel confirme la large distribution de *L. r. rubellus*, d'*A. caliginosa typica* et d'*A. r. rosea*, et met en évidence la large distribution de deux nouveaux taxons endogés : *A. icterica* et *A. c. chlorotica typica*, résultat en accord avec les résultats des travaux de Binet réalisés sur les mêmes sites (1993) (tableau 19).

Tableau 19 : Liste des taxons présentant une large distribution. Comparaison des données formol et formol+tri manuel

Formol seul	Formol + tri manuel
<i>L. r. rubellus</i> (LRR)	<i>L. r. rubellus</i>
<i>A. c. caliginosa</i> (AC)	<i>A. c. caliginosa</i>
<i>A. r. rosea</i> (AR)	<i>A. r. rosea</i>
	<i>A. icterica</i>
	<i>A. c. chlorotica typica</i>

²⁵ Les taxons sont classés en taxons rares ou taxons communs, cette distinction se faisant toujours sur le critère d'une densité limite de 4 i/m². Cette limite est maintenue dans un souci d'homogénéité des résultats issus des deux techniques d'échantillonnage, et ceci malgré le fait que compte tenu du type de correctif additif, le simple prélèvement d'un individu implique que de fait le taxon soit commun

• Taxons liés au site²⁶

Le tri manuel en confirmant la distribution des espèces inféodées à un site (tableau 20) met en évidence la qualité de la classification obtenue lors de l'étude des données issues de l'extraction au formol seul. Par contre, il montre la faiblesse de la classification des espèces considérées comme sensibles aux conditions d'un milieu et qui apparaissent "ubiquistes" après intégration des données "tri manuel" comme ceci est le cas de *L. r. castenoides* et d'*A. icterica*.

Tableau 20 : Liste des taxons inféodés, sensibles aux sites ou ubiquistes vis à vis des sites
Comparaison des données formol et formol + tri manuel

Sites	Espèces inféodées	Espèces sensibles	Espèces ubiquistes
Formol			
Quimper	<i>D. octaedra</i>	<i>L. rubellus castenoides</i>	<i>L. castaneus</i>
	<i>L. friendi</i>		<i>L. r. rubellus</i>
	<i>A. nocturna</i>		<i>A. longa</i>
	<i>A. c. trapezoides</i>		<i>A. c. caliginosa</i>
Rennes	<i>D. mammalis</i>	<i>A. icterica</i>	<i>A. r. rosea</i>
	<i>L. terrestris</i>		
	<i>A. giardi</i>		
Formol + Tri manuel			
Quimper	<i>D. octaedra</i>		<i>L. rubellus castenoides</i>
	<i>L. friendi</i>		<i>L. castaneus</i>
	<i>A. nocturna</i>		<i>L. r. rubellus</i>
	<i>A. c. trapezoides</i>		<i>A. longa</i>
Rennes	<i>D. mammalis</i>		<i>A. c. caliginosa</i>
	<i>L. terrestris</i>		<i>A. icterica</i>
	<i>A. giardi</i>		<i>A. r. rosea</i>

• Taxons liés au système cultural

Le tri manuel confirme le fait qu'aucun taxon n'est caractéristique par sa présence/absence de systèmes fortement anthropisés tels que la monoculture maïs, alors que certains taxons ne sont observés qu'en prairie, définissant ainsi des seuils de sensibilité aux pressions anthropiques.

Cependant, le tri manuel limite à 5 le nombre de ces taxons caractéristiques par leur absence/présence des pressions anthropiques, *D. mammalis* et *A. c. chlorotica typica* ayant été extraits sur les monocultures maïs (tableau 21).

Tableau 21 : Liste des taxons dont la distribution est liée au système cultural.
Comparaison des données formol et formol + tri manuel

Formol seul	Formol + tri manuel
<i>D. mammalis</i> (DM)	
<i>L. castaneus</i> (LC)	<i>L. castaneus</i> (LC)
<i>L. r. castenoides</i> (LRC)	<i>L. r. castenoides</i> (LRC)
<i>A. longa</i> (NL)	<i>A. longa</i> (NL)
<i>A. nocturna</i> (NN)	<i>A. nocturna</i> (NN)
<i>A. c. chlorotica albanica</i> (ACA)	<i>A. c. chlorotica albanica</i> (ACA)
<i>A. c. chlorotica typica</i> (ACT)	

²⁶ Comme lors de l'étude des données issues de l'extraction au formol, les espèces sont regroupées en "espèces inféodées" à un site, "sensibles" à un site, ou "ubiquiste".

3.233 Structure taxonomique

Principaux résultats issus du tri manuel

Le tri manuel permet de récolter :

- principalement *A. ictérica* (AI), et *A. caliginosa* sp. (AC et AT) extraits majoritairement sous forme juvénile,
- dans une moindre mesure *A. r. rosea* (AR) (adultes et juvéniles), *A. c. chlorotica typica* (ACT) (majoritairement juvéniles) et *L. castaneus* (LC) (adulte).

Ce résultat met en évidence la faible sensibilité de ces taxons au formol, confirmant les travaux de Bouché (1972) en ce qui concerne *A. ictérica* et *L. castaneus* (*A. ictérica* étant très faiblement extraite par le formol, d'autant plus en période hivernale ; *L. castaneus* étant moyennement extraite par le formol en période hivernale), et les travaux d'Ehrmann & Babel (1991) et de Cannavacciuolo (1999) en ce qui concerne *A. caliginosa typica* et *A. rosea rosea*. Il n'existe pas à notre connaissance de travaux informant de la sensibilité d'*A. c. chlorotica typica* à l'extraction au formol.

3.2331 Structure taxonomique des modalités

→ Le tri manuel confirme le fait que les peuplements lombriciens observés présentent des diversités taxonomiques et des équitabilités faibles à moyennes sur les deux sites, mais il infirme le fait que le site rennais présente des peuplements associés à une meilleure diversité et une meilleure équitabilité (figure 23).

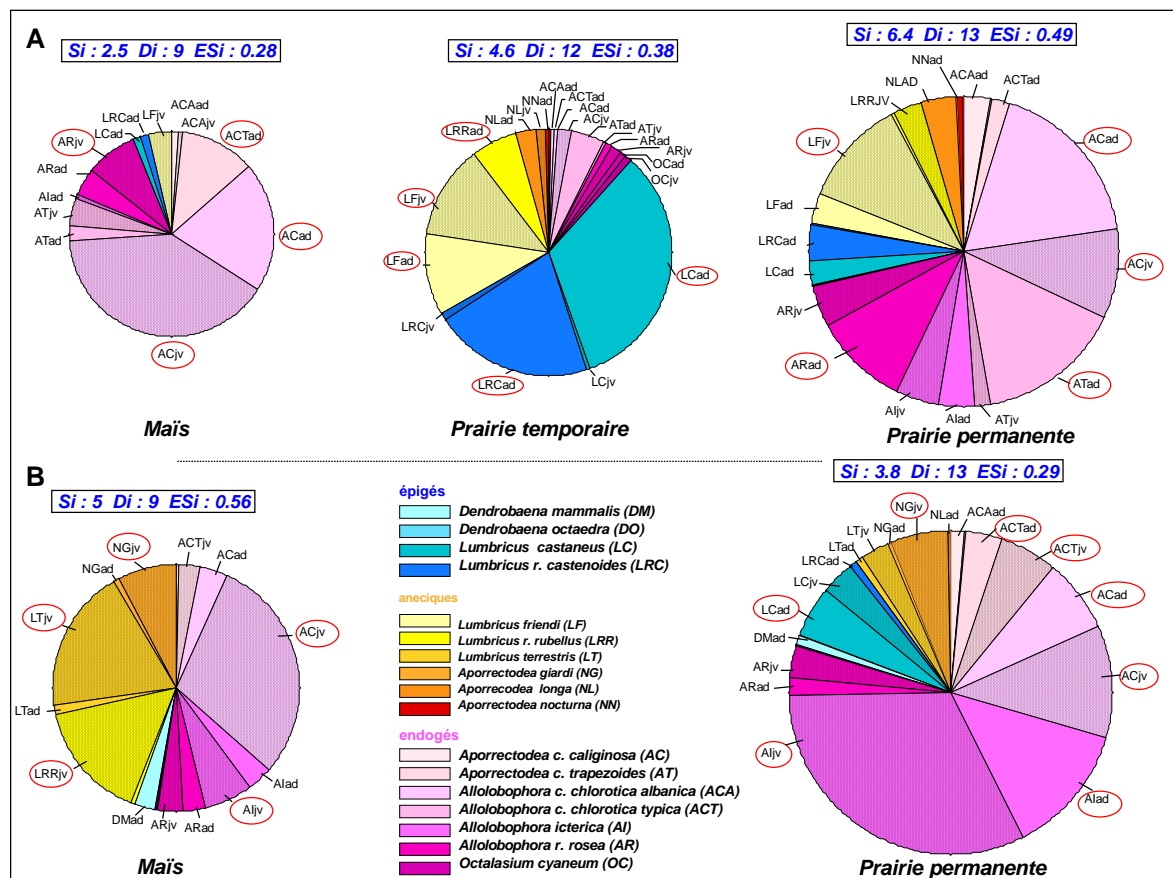


Figure 23 : Abondances relatives moyennes des "taxon-stade" observés sur les modalités des sites de Quimper (A) et de Rennes (B). S : indice de diversité de Simpson, Di : diversité maximum (nombre de taxons), E : équitabilité

→ Concernant l'influence des systèmes culturels, le tri manuel ne permet plus de confirmer la relation entre une intensification de l'anthropisation et une diminution de la diversité du peuplement, mise en évidence par les données issues du formol, car bien que cette relation soit encore observée sur le site de Quimper (les conditions de la monoculture maïs génèrent des peuplements ayant des diversités et équitabilités plus faibles que les peuplements des systèmes prairiaux), ce n'est plus le cas sur le site de Rennes.

→ En ce qui concerne la structure taxonomique, après intégration des données issues du tri manuel, les peuplements lombriciens en monocultures maïs et en prairie temporaire, présentent des structures proches de celles observées lors de l'étude au formol. Contrairement à cela, en ce qui concerne les prairies permanentes, le tri manuel permettant d'extraire principalement des espèces endogées met en évidence des structures de peuplement différentes de celles obtenues par extraction au formol.

- Sur le site de Quimper

* prairie permanente : le peuplement qui était dominé par une espèce anécique (*L. friendi*) s'avère être dominé par deux taxons endogés ***A. caliginosa typica*** (adulte 18%, juvénile 9%) et ***A. caliginosa f. trapezoides*** (15% adulte) et dans une moindre mesure par ***A. r. rosea*** (11%) ; *L. friendi* qui représentait 32% du peuplement, ne correspond plus qu'à 14%.

* prairie temporaire : le peuplement reste dominé majoritairement par 2 taxons épigés : ***L. castaneus*** adulte et ***L. r. castenoides*** adulte (respectivement 33% et 21%), et dans une moindre mesure par 2 taxons anéciques : ***L. friendi*** adulte et juvénile (11 et 12%) et ***L. r. rubellus*** adulte (6%).

* monoculture maïs : le peuplement reste dominé très nettement par ***A. caliginosa typica*** (adulte 20.5%, juvénile 39.7%) et dans une moindre par ***A. r. rosea*** (adulte : 4%, juvénile 8%). Comparé à l'extraction au formol, le tri manuel permet de récolter un plus grand nombre d'*A. c. chlorotica typica* adulte, ce taxon-stade représentant de fait 12% du peuplement. Le tri manuel n'ayant permis de récolter que des endogés, la proportion d'espèces anéciques, représentée par *L. friendi*, est de fait moindre que lors de l'extraction au formol seul (3.5% vs 6.1%).

- Sur le site de Rennes

* prairie permanente : le peuplement reste fortement dominé par ***A. icterica*** (45% : 13% adulte, 32% juvénile) et dans une moindre mesure par ***A. caliginosa typica*** (18% : 7% adulte, 11% juvénile) ; par contre, les espèces anéciques, bien représentées lors de l'extraction au formol seul, ne représentent plus que 6% pour *A. giardi* (vs 16% par formol) et 3% pour *L. terrestris* (vs 11.6% par formol).

* monoculture maïs : le peuplement reste dominé par (i) ***L. terrestris*** juvénile (19%) et ***A. caliginosa typica*** juvénile (30%), cependant *L. terrestris* n'est plus majoritaire, et (ii) dans une moindre mesure par ***L. r. rubellus*** juvénile (15%) et ***A. giardi*** juvénile (8%). Le tri manuel ayant aussi permis de récolter des individus d'*A. icterica*, cette espèce représente 9.4% du peuplement (vs 6% par extraction au formol).

3.2332 Distribution taxonomique

L'analyse Factorielle des Correspondances (AFC) extrait par ses deux premiers axes **51.8%** de l'inertie totale du tableau de contingence, respectivement 32.6% pour l'axe 1 et 19.2% pour l'axe 2. **L'axe 1** rend compte de l'effet "**site**" sur les distributions lombriciennes (contribution globale de 50% pour QPP, 20.6% pour QPT et de 22.2% pour RPP) et **l'axe 2** rend compte de la **mise en culture** (contribution globale de 16.6% pour RML et de 22% pour RPP). L'Analyse Factorielle des Correspondances sous contraintes (AFCVI, figure 24) confirme l'influence du site et du système de

culture dans la variation de distribution des lombriciens, **57.4%** de cette variation étant expliquée par ces deux principaux facteurs (respectivement 28.4% pour chaque facteur), l'interaction site*système de culture explique quant à elle 6.1% de la variation de distribution.

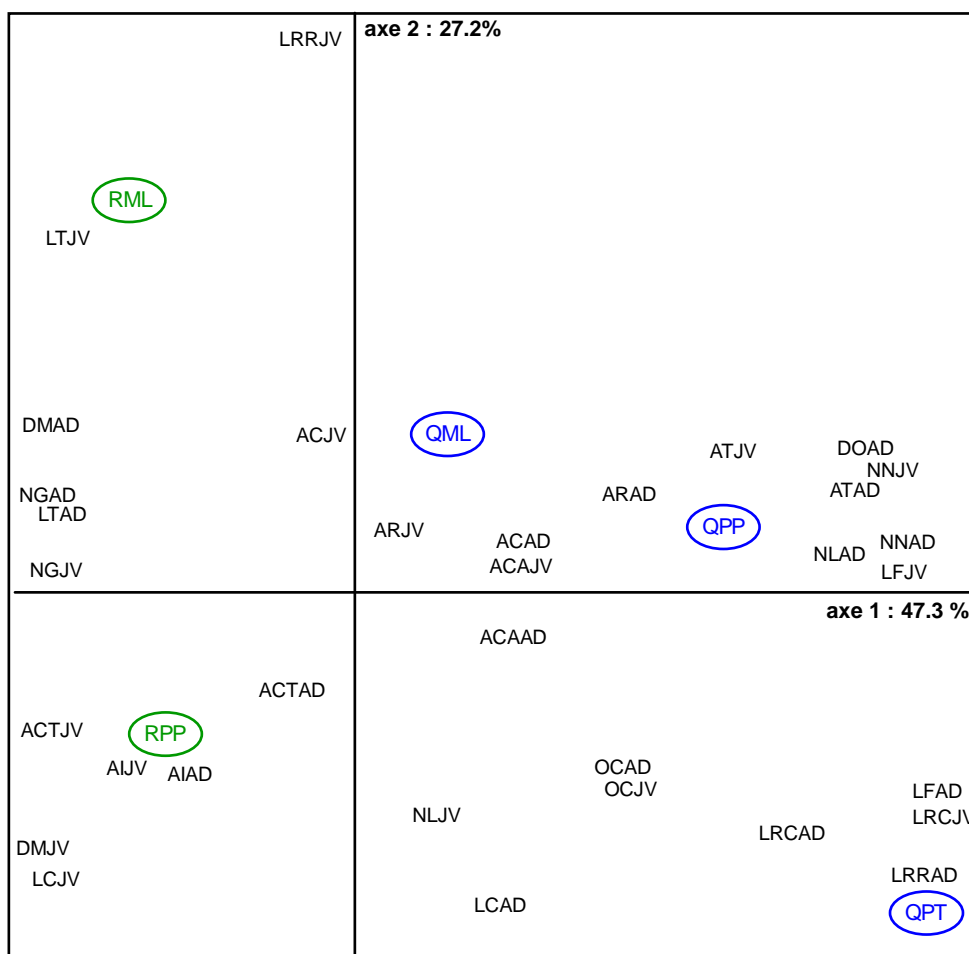


Figure 24 : Représentation graphique de l'AFCVI des données formol + tri manuel ; plan 1-2

Les taxons ou taxon-stade observés lors de l'intégration des données issues du tri manuel peuvent être regroupés en 4 groupes, de la même manière que lors de l'étude des données issues de l'extraction au formol seul :

- **Groupe 1** : taxons à distribution dépendante du site (fortement corrélés à l'axe 1) (tableau 22).

Globalement, les mêmes "taxon-stade" caractéristiques des sites sont extraites par les données formol et les données intégrant un tri manuel, seule la distribution d'*A. ictérica* semble être influencée majoritairement par des facteurs autres que le site. Selon les données issues du tri manuel, la distribution de quatre nouveaux taxon-stade semble aussi être expliquée majoritairement par le site : *L. friendi* jv (LFjv) *A. nocturna* adulte (NNad) et *A. c. chlorotica typica* juvénile (ACTjv). En ce qui concerne les deux "taxons-stade" anéciques (LFjv et NNad) ils étaient définis comme caractéristiques de la prairie permanente de Quimper lors de l'étude formol ; le tri manuel en permettant leur extraction sur les autres modalités du site, élargit leur distribution qui, même si elle reste limitée au site, n'est plus caractéristique d'un système cultural. En ce qui concerne *A. c. chlorotica typica* juvénile, sa faible densité lors de l'extraction au formol ne permettait pas l'étude de sa distribution,

cependant on peut noter que déjà lors de cette première étude, le coefficient de corrélation le plus important était celui liant ce taxon-stade à l'axe 1 caractérisant les sites.

Tableau 22 : Liste des taxons et des taxon-stade dont la variation de distribution est expliquée par le site

Site	Formol	Formol + Tri manuel	
	Taxon-stade extrait des données formol	Taxon-stade extrait des données Formol + tri manuel	Caractéristique du taxon résultant de l'étude de la Composition taxonomique
Quimper	<i>L. friendi ad.</i>	<i>L. friendi ad. LfAd</i> <i>L. friendi jv. LFjv</i>	Inféodé Quimper
	<i>A. caliginosa f. trapezoides ad.</i>	<i>A. caliginosa f. trapezoides ad. (Atad)</i>	Inféodé Quimper
	<i>A. longa ad. Nlad</i>	<i>A. longa ad. (Nlad)</i> <i>A. nocturna ad. (NNad)</i>	Ubiquiste Caractéristique prairie Inféodé Quimper Caractéristique prairie
	<i>L. r. castenoides jv.</i>	<i>L. r. castenoides jv. (LRCjv)</i>	Ubiquiste Sensible prairie
Rennes	<i>A. giardi ad.</i>	<i>A. giardi ad. (NGad)</i>	Inféodé Rennes
	<i>A. giardi jv.</i>	<i>A. giardi jv. (NGjv)</i>	
	<i>A. ictérica ad.</i>		
	<i>L. terrestris ad.</i>	<i>L. terrestris ad. (LTad)</i>	Inféodé Rennes
		<i>A. c. chlorotica typica jv (ACTjv)</i>	Ubiquiste

- **Groupe 2** : Taxons à distribution dépendante du système de culture, mais indépendante du site (taxons fortement corrélés à l'axe 2) (tableau 23)

Globalement, les même "taxon-stade" caractéristiques des systèmes cultureux sont extraites par les données formol et les données intégrant un tri manuel, seule les distributions des adultes d'*A. caliginosa typica* et de *L. r. rubellus* semblent être influencées majoritairement par d'autres facteurs que le système cultural. Le tri manuel permet de confirmer le fait qu'un taxon présentant une large distribution en termes de présence/absence peut cependant avoir un développement favorisé par certains systèmes cultureux ; ces taxons ou "taxon-stade" devenant ainsi caractéristiques en termes de densité de contraintes anthropiques.

Tableau 23 : Taxons dépendants du système de culture

	Formol	Formol + Tri manuel	
	Taxon-stade extrait des données formol	Taxon-stade extrait des données formol + tri manuel	Caractéristique du taxon résultant de l'étude de la Composition taxonomique
Prairie permanente	<i>A. c. chlorotica typica ad.</i>	<i>A. c. chlorotica typica ad. (ACTad)</i>	Ubiquiste sans lien avec le système cultural
Prairies permanente & Temporaire	<i>A. longa jv</i>	<i>A. longa jv (NLjv)</i>	Caractéristique prairies
	<i>L. castaneus ad.</i>	<i>L. castaneus ad. (LCad)</i>	Caractéristique prairies
Monoculture maïs	<i>A. r. rosea jv.</i>	<i>A. r. rosea jv. (ARjv)</i>	Ubiquiste sans lien avec le système cultural
	<i>A. caliginosa typica ad, A. caliginosa typica jv</i>	<i>A. caliginosa typica jv (ACjv)</i>	Ubiquiste sans lien avec le système cultural
	<i>L. r. rubellus ad.</i>	<i>L. r. rubellus jv. (LRRjv)</i>	Ubiquiste sans lien avec le système cultural

- **Groupe 3** : Taxons à distribution dépendante du système cultural et du site (taxons fortement corrélés aux axes 1-2, ou 1-3). Ces taxons vont définir les taxons caractéristiques d'un système cultural observé sur un site (tableau 24).

Le tri manuel confirme la distribution associée à un contexte site* système cultural pour la majorité des "taxon-stade" préalablement définis par l'extraction formol, tout en en augmentant le nombre. Ainsi, trois nouveaux "taxon-stade" sont définis : *L. castaneus* (LCjv) dont la faible densité lors de l'extraction au formol n'avait permis l'analyse de sa distribution ; *A. caliginosa typica* (ACad) qui était considéré comme caractéristique des monocultures maïs, il semble cependant que les conditions pédo-climatiques observées sur Quimper favorisent le développement de ce taxon ; *A. icterica* (Alad), dont la distribution était majoritairement liée au site, semble cependant être aussi sensible au système cultural.

En ce qui concerne *L. friendi* (LFjv), cet "taxon-stade" dont la distribution semblait être liée tant au système cultural qu'au site, présente lors de l'intégration des données issues du tri manuel, une distribution majoritairement liée au site. Ce "taxon-stade" n'est donc plus caractéristique de contexte agro-pédologique.

Tableau 24 : Liste des taxons et des "taxon-stade" dont la variation de distribution est expliquée tant par le site que par le système cultural

Site	Système cultural	Formol	Formol + Tri manuel		
		Taxon-stade extrait des données formol	Taxon-stade extrait des données formol + tri manuel		Caractéristique du taxon résultant de l'étude de la Composition taxonomique
Quimper	Prairie Permanente	<i>A. c. chlorotica albanica ad</i>	<i>A. c. chlorotica albanica</i>	Ad. (ACAad)	Caractéristique prairie
		<i>L. friendi jv</i>			Inféodée Quimper
		<i>A. nocturna ad, jv</i>	<i>A. nocturna</i>	Jv. (NNjv)	Inféodée Quimper, caractéristique Prairie P
	Prairie temporaire	<i>L. r. castenoides ad</i>	<i>L. r. castenoides</i>	Ad (LRCad)	Sensible prairie, sensible Quimper
		<i>L. r. rubellus ad</i>	<i>L. r. rubellus ad</i>	Ad (LRRad)	Large distribution
	Monoculture maïs	<i>A. c. f. trapezoides jv</i>	<i>A. c. f. trapezoides</i>	Jv (ATjv)	Inféodée Quimper
			<i>A. caliginosa typica</i>	Ad (ACad)	Ubiquiste
		<i>A. r. rosea ad</i>	<i>A. r. rosea</i>	Ad. (ARad)	Large distribution
Rennes	Prairie permanente	<i>A. icterica jv</i>	<i>A. icterica</i>	<u>Ad (Alad)</u> Jv. (Aljv)	Large distribution
			<i>L. castaneus</i>	Jv. (LCjv)	Prairies
		<i>D. mammalis ad</i>	<i>D. mammalis</i>	Ad (DMad)	Inféodée à Rennes
	Monoculture Maïs	<i>L. terrestris jv</i>	<i>L. terrestris jv</i>	Jv. (LTjv)	Inféodée à Rennes

- **Groupe 4** : Taxons à distribution indépendante du système cultural et du site (taxons faiblement corrélés aux axes 1 & 2) et pour lesquels des facteurs autres que ceux étudiés interviennent sur leur distribution (tableau 25)

Tableau 25 : Liste des taxons et des taxon-stade dont la variation de distribution n'est expliquée ni par le site, ni par le système cultural

Taxon-stade extrait des données formol	Taxon-stade extrait des données formol + tri manuel
<i>D. mammalis jv</i>	<i>D. mammalis jv</i>
<i>D. octaedra ad</i>	<i>D. octaedra ad</i>
<i>L. castaneus jv</i> (LCjv)	
	<i>L. r. castenoides jv</i> (LRCjv)
	<i>A. giardi ad</i> (NGad)
	<i>A. longa ad</i> (NLad)
<i>A. c. chlorotica albanica jv</i>	<i>A. c. chlorotica albanica jv</i> (ACAjv)
<i>A. c. chlorotica typica jv</i>	<i>A. c. chlorotica typica ad</i> (ACTad)

Le tri manuel augmente le nombre de taxons pour lesquels la variation de distribution n'est pas corrélée avec les facteurs étudiés. Cette augmentation est notamment notable pour les taxons anéciques. Ceci peut sans doute s'expliquer par l'extraction par le tri manuel d'un grand nombre d'endogés, ce qui minimise la densité relative des taxons anéciques et de fait leur poids dans l'analyse multivariée.

4. Discussion

Cette étude a permis (i) de comparer les résultats issus d'une méthode de prélèvement au formol aux résultats issus d'une méthode de prélèvement associant une extraction au formol et un tri manuel, (ii) d'apprécier l'influence de différentes pratiques culturales et de deux contextes pédo-climatiques sur les peuplements lombriciens, et ainsi de caractériser la structure lombricienne des peuplements associés à chacune des modalités et (iii) de mettre en évidence l'intérêt de certains critères descriptifs dans la caractérisation des peuplements.

4.1 Comparaison des résultats formol et des résultats formol + tri manuel

La synthèse de la comparaison des résultats issus de l'échantillonnage au formol seul et l'échantillonnage associant le formol à un tri manuel est présentée dans le tableau 26.

4.11 Apports du tri manuel

Lors de la caractérisation globale des peuplements (abondance et biomasse), l'étude des modalités les plus extrêmes (comparaison des prairies permanentes et des monoculture-maïs) aboutit à des résultats similaires quelle que soit la méthode, au contraire, les résultats diffèrent sensiblement lors de la comparaison de modalités plus proches au sens "conduite culturale" (comparaison sur le site Quimper de la prairie temporaire et de la monoculture-maïs).

L'étude de l'influence du site aboutit à des résultats différents en ce qui concerne l'abondance, et des résultats similaires en ce qui concerne la biomasse.

➔ La méthode de prélèvement par le formol seule semble donc être suffisante dans une approche comparative de situations contrastées, mais peut présenter des limites lors de l'étude de situations plus proches. Les travaux de Butt *et al.*, (1999) comparant les systèmes cultivés de différents bassins-versants, aboutissent aussi à la conclusion que bien que le tri manuel permette toujours de récolter un certain nombre de lombriciens, cela ne modifie pas de manière significative les résultats obtenus par l'extraction au formol seul.

Tableau 26 : Synthèse de la comparaison entre échantillonnage au formol seul (F) et l'échantillonnage associant le formol à un tri manuel (F+TM)

	Résultats identiques	Résultats différents
Caractérisation globale	<p>- Effet site :</p> <ul style="list-style-type: none"> - BM de Rennes > *Quimper - Beaucoup plus adultes Quimper/juveniles Rennes <p>- Effet système cultural :</p> <ul style="list-style-type: none"> - AB et BM de Prairie permanente > * Maïs - BM de prairie temporaire > * Maïs 	<p>- Effet site :</p> <ul style="list-style-type: none"> - AB non différentes par formol, alors que significativement plus importantes Rennes/Quimper <p>- Effet système cultural :</p> <ul style="list-style-type: none"> - AB de prairie temporaire > Maïs (mais non significatif)
Caractérisation par Catégories écologiques	<p>- Effet site : nul</p> <p>- Effet système cultural :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Maïs affecte toutes les CE (diminution de la densité pour chacune d'entre-elles) - Epigés les plus affectés par les conditions du maïs - Adultes les plus affectés par les conditions du maïs 	<p>Avec le tri manuel, il n'y a plus de relation entre l'importance relative des catégories écologiques et la pression anthropique :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Prairie permanente et maïs : dominés par endogés - Prairie temporaire : dominée par épigés
Caractérisation taxonomique	<p>1) Composition taxonomique</p> <ul style="list-style-type: none"> - même richesse taxonomique (RT) globale - effet site sur RT : absent - effet SC sur RT : anthropisation accompagnée d'une diminution de la richesse taxonomique - similarité des taxons liée au site et secondairement au SC - distribution des taxons <ul style="list-style-type: none"> - <u>Large distribution</u> : <i>L. r. rubellus</i> (LRR), <i>A. caliginosa typica</i> (AC), <i>A. r. rosea</i> (AR) - <u>Distribution liée au site</u> : <i>D. octaedra</i>, <i>L. friendi</i>, <i>A. nocturna</i>, <i>A. caliginosa f. trapezoides</i>, <i>D. mammalis</i>, <i>L. terrestris</i>, <i>A. giardi</i> - <u>Distribution liée au système cultural</u> : <i>L. castaneus</i>, <i>L. r. castenoides</i>, <i>A. longa</i>, <i>A. nocturna</i>, <i>A. c. chlorotica albanica</i> <p>2) Structure taxonomique</p> <ul style="list-style-type: none"> - faibles diversités taxonomiques et faibles équitabilités sur les deux sites - peu de modification de la structure taxonomique sur la prairie temporaire et sur le maïs des deux sites <p>Distribution taxonomique</p> <ul style="list-style-type: none"> - distribution taxonomique essentiellement liée au site et secondairement au système cultural 	<p>1) Composition taxonomique</p> <ul style="list-style-type: none"> - distribution des taxons <ul style="list-style-type: none"> - <u>Large distribution</u> : <i>A. c. chlorotica typica</i> (lié au système cultural par F), <i>A. ictérica</i> (lié au site par F) - <u>Distribution liée au site</u> : <i>A. ictérica</i> (ubiquiste par F+TM), <i>L. rubellus castenoides</i> (ubiquiste par F+ TM) - <u>Distribution liée au système cultural</u> : <i>D. mammalis</i> (lié au site par F+TM), <i>A. c. chlorotica typica</i> (large distribution par F+TM) <p>2) Structure taxonomique</p> <ul style="list-style-type: none"> - La diversité taxonomique et l'équitabilité ne sont plus supérieures sur le site rennais (avec F+TM). - L'augmentation de l'anthropisation n'est plus associée à une diminution de la diversité du peuplement (relation encore observée sur Quimper mais plus sur Rennes) (avec F+TM) - La structure taxonomique sur les prairies permanentes est modifiée : <u>sur Quimper</u>, le peuplement dominé par <i>L. friendi</i> (F) est dominé par <i>A. caliginosa sp.</i> et <i>A. r. rosea</i>, (F+TM) <i>L. friendi</i> ne représentant plus que 14% du peuplement - Sur Rennes, le peuplement reste dominé par deux taxons endogés, mais les taxons anéciques ne représentent que de 6 à 3 % du peuplement.

Lors de la caractérisation des peuplements en fonction des catégories écologiques, le fait que le tri manuel permette d'extraire majoritairement des endogés sur les prairies permanentes et les monoculture-maïs, et des épigés sur la prairie temporaire, a pour conséquences de modifier l'importance relative des différentes catégories écologiques. Malgré tout, un certain nombre de résultats issus de l'extraction au formol ont été confirmés : les épigés et les formes adultes, toutes catégories écologiques confondues, sont les formes principalement affectées par la mise en culture.

➔ L'apport du tri manuel apparaît essentiellement lors de la caractérisation du peuplement en fonction des catégories écologiques et il est d'autant plus marqué que les endogés et/ou les épigés sont sous-estimés, comme cela est le cas en système prairial permanent. La faible sensibilité des endogés au formol déjà soulignée (Edwards & Bohlen, 1996) est ici confirmée, ainsi que la difficulté d'extraire les épigés localisés dans le mat racinaire (Bouché, 1969).

Lors de l'étude taxonomique des peuplements, cette étude a confirmé la faible sensibilité au formol de certains taxons mise déjà en évidence dans d'autres travaux de recherche (Bouché, 1969 ; Ehrmann & Babel, 1991 ; Cannavacciuolo, 1998 ; qui ont mis en évidence la faible sensibilité au formol d'*A. icterica*, *L. castaneus*, *A. r. rosea*, *A. caliginosa typica*). **Notre étude a cependant permis d'augmenter cette palette d'espèces peu sensibles, en soulignant les fortes densités d'*A. caliginosa f. trapezoides* et d'*A. c. chlorotica typica* récoltées par le tri manuel.**

Malgré la modification de structure taxonomique des peuplements liée au tri manuel, il s'avère que ce dernier n'a pas permis d'extraire de nouveaux taxons, ce qui avait déjà été évoqué par les travaux de Butt et al. (1999). Ce résultat met en évidence le fait que malgré la faible sensibilité de certaines espèces au formol, toutes les espèces présentes dans le milieu sont extraites lors de l'extraction chimique. **L'information concernant la composition spécifique d'un milieu peut donc être obtenue de manière pertinente par une extraction au formol seul.**

Seuls les peuplements observés sur les prairies permanentes ont été significativement modifiés par les données issues du tri manuel. De ce fait, seuls certains des résultats portant sur la structure taxonomique (liée à l'abondance numérique des taxons) ont été confirmés.

➔ L'importance du tri manuel se confirme lors de l'étude de la structure spécifique du peuplement et cela d'autant plus que le peuplement est composé de taxons peu sensibles au formol, ces taxons étant de fait sous-estimées, tout particulièrement en système prairial.

4.12 Limites du correctif de type "additif" et du tri manuel

Ce correctif de type additif présente un certains nombre d'inconvénients, soulignant ainsi ses limites d'application et d'interprétation :

- par le fait qu'il multiplie de manière homogène et non distinctive les données issues du tri manuel, il accorde un poids identique à tout individu récolté par le tri manuel. L'erreur potentielle associée à l'effet "préleveur" mis en évidence par Bouché (1972) lors du tri manuel (lié à la couleur et à la taille des individus récoltés) sera donc multipliée par 16,
- lors de l'étude de modalités présentant une faible densité lombricienne, comme c'est le cas dans notre étude en monoculture maïs, le poids considérable donné à tout individu récolté par le tri manuel (densité * 16) peut masquer les données issues de l'extraction au formol et ainsi biaiser le résultat. Dans ces conditions, l'intégration des données issues du tri manuel peut être

le reflet de l'extraction au tri manuel seul, ou peut gommer la précision d'information lorsque les données du tri manuel sont rapportées au m² (observé par Ferrand, 2001),

- en ce qui concerne le principe même d'un correctif basé sur les données issues d'un faible volume de sol (25 cm X 25 cm X 20 cm correspondant à 1/16^{ème} de m²), la variabilité de distribution lombricienne observée au sein du m² en prairie, milieu relativement homogène (Cannavacciuolo, 1998), est plus importante en milieu cultivé, milieu hétérogène (Binet, 1993). Dans ce cas, le bloc trié manuellement peut ne pas être représentatif de la variabilité observée sur l'ensemble du m².

4.13 Perspectives

Ces résultats mettent en évidence le fait que les estimations de niveaux de population restent encore difficiles à mettre en œuvre. L'utilisation de méthodes éthologiques (extraction au formol par exemple) ou physico-éthologique (combinaison de l'extraction chimique et d'un tri manuel) nécessite une connaissance par catégorie écologique, et même par espèce, de l'efficacité de la méthode utilisée, et l'utilisation de correctifs s'avère alors indispensable. En ce sens, un certain nombre de travaux ont établi des correctifs spécifiques ; Bouché (1982) et Cannavacciuolo (1999) entre autres, proposent des correctifs attribués à certaines espèces, basés sur l'indice de sensibilité de l'espèce à une excitation au formol et sur la mobilité de l'individu. **De nouveaux travaux s'avèrent nécessaires afin d'élargir cette palette de correctifs à l'ensemble des taxons observés en France, en favorisant dans un premier temps les espèces les plus communes.**

A l'heure où les directives européennes sont présentes dans tous les corps de métiers, il est important aussi de se demander dans quelle mesure et pour quelle durée, l'utilisation de solution formolée sera encore acceptée. L'utilisation de la moutarde requiert encore une normalisation et notamment en ce qui concerne la moutarde utilisée, cependant, la recherche de nouveaux correctifs, ne peut se faire sans tenir compte de ces aspects législatifs.

Un autre biais d'échantillonnage peut aussi être observé lors de l'extraction chimique quelle qu'elle soit, il s'agit des variabilités d'infiltration de la solution dans le sol. Ainsi, si la réactivité des vers au formol dépend de facteurs intrinsèques à chaque espèce, leur réaction est fonction de la quantité de solution qu'ils reçoivent et donc des paramètres pouvant influencer la diffusion de cette solution dans le sol. Parmi ces paramètres, on peut citer l'influence de la présence ou non d'un couvert herbacé (ou d'une couverture type mulch), de la présence ou non d'un état de surface compact, de la texture du sol ou encore de l'humidité du sol.

De nouvelles études devraient permettre d'identifier de nouveaux correctifs pour chacun des taxons, en fonction des stades de développement des individus et pour un panel de situations contrastées. Il serait intéressant de croiser entre autre, la texture du sol, le degré d'anthropisation du milieu (systèmes naturels, systèmes cultivés), l'état d'hydromorphie du milieu, la période de prélèvement etc...

Ces correctifs directement appliqués aux résultats issus d'une extraction éthologique, permettraient de pallier aux limites liées à un échantillonnage physique, pour lequel la taille du prélèvement ne permet pas toujours d'apprécier l'hétérogénéité spatiale du milieu.

Cette comparaison des méthodes n'apporte aucune réponse finalisée à la pertinence des méthodes employées. Elle met plus en évidence les faiblesses et avantages des deux méthodes. Les futurs travaux devraient permettre d'améliorer les outils de caractérisation des populations lombriciennes. **Pour l'heure, compte tenu des manques préalablement cités, nous proposons de**

considérer les prélèvements issus de l'extraction au formol et ceux issus du tri manuel comme étant deux images complémentaires des peuplements lombriciens.

4.2 Influence des conditions agro-pédo-climatiques

4.21 Influence des conditions pédo-climatiques

4.211 Influence des conditions pédo-climatiques sur l'ensemble du peuplement

Notre étude a mis en évidence l'influence des conditions pédo-climatiques sur la densité et la biomasse des lombriciens : les conditions pédo-climatiques de Rennes favorisent le développement des lombriciens, pour des systèmes culturels identiques.

Rappelons que ces deux sites diffèrent notamment (i) par leur teneur en matière organique (les teneurs en matière organique sont de 1.4 à 1.9 fois plus importantes sur le site de Quimper que sur le site de Rennes), (ii) par leur texture (Quimper présente une texture sablo-limoneuse vs une texture limoneuse sur le site de Rennes) et (iii) par leur pluviométrie (la pluviométrie sur le site rennais étant 2 fois moins importante que sur le site Quimpérois).

En ce qui concerne **la teneur en matière organique du sol**, compte tenu de la valeur plus importante sur le site de Quimper, nous pouvions nous attendre à observer sur ce site un peuplement plus important que sur Rennes. Cette prédiction n'est pas confirmée. Trois raisons peuvent être évoquées :

- la faible teneur en matière organique du sol n'est pas un facteur limitant sur le site de Rennes,
- les formes de matière organique du sol quantifiées sur Quimper ne sont pas appétentes pour les lombriciens, les lombriciens étant plus sensibles à une ressource trophique à faible rapport C/N (Lowe & Butt, 2002) ; cependant dans notre étude, cette hypothèse ne peut être retenue, le C/N du sol sur le site de Quimper étant plus élevé que sur le site de Rennes (de 10.4 à 11.2 sur Quimper vs de 8.4 à 8.6 sur le site de Rennes) et il en est de même pour la "qualité nutritive" du lisier (5.2 sur le maïs de Quimper vs 2.74 sur Rennes),
- les formes de matière organique du sol sur le site de Quimper ne sont pas accessibles aux lombriciens, elles ne sont donc pas biodisponibles.

Si les travaux de Doube et al. (1996) ont permis d'apprécier dans quelle mesure l'appétence de la matière organique pouvait être influencée par la texture. Il n'existe pas à notre connaissance de travaux portant sur la biodisponibilité de la matière organique en fonction de la texture. Il conviendrait donc de développer des études en considérant le compartiment organique non plus en termes de quantité seule, mais préférentiellement en termes de qualité pour mieux apprécier les relations existant entre les ressources trophiques et les lombriciens.

En ce qui concerne **la texture du sol**, la bibliographie rapporte que les lombriciens sont sensibles à ce facteur pour deux raisons : la première résulte de la taille et de la rugosité des éléments grossiers du sol (sables) qui sont des barrières à l'ingestion et donc représentent des facteurs limitant

au développement lombricien, la seconde résulte des propriétés physico-chimiques générées par la texture, notamment la capacité de rétention en eau qui sont plus faibles en milieu sableux comparé à un milieu limoneux (Bonneau & Souchier, 1979). Cette influence des caractéristiques physico-chimiques du sol est confirmée dans notre étude car malgré une **pluviométrie** 2 fois plus importante sur Quimper que sur Rennes, ce qui aurait laissé supposer une densité lombricienne plus importante sur Quimper (Butt *et al.*, 1998), l'humidité volumique apparaît en moyenne plus importante dans les sols rennais (tableau 27), générant ainsi des conditions plus favorables au développement lombricien et expliquant en partie les densités lombriciennes plus importantes du site rennais.

Tableau 27 : Humidité volumique moyenne (g/cm^3) des différents horizons (valeurs et Ecart-Type)

Horizon	Quimper					Rennes		
	Maïs		Rotation		Prairie	Maïs		Prairie
	Rang	Inter-rang	Rang	Inter-rang		Rang	Inter-rang	
H1 (3-8 cm)	0.2783 (0.0418)	0.2798 (0.0446)	0.3592 (0.0363)	0.3732 (0.01729)	0.3217 (0.0384)	0.3480 (0.0122)	0.32563 (0.0428)	0.38872 (0.0166)
H5 (15-20 cm)	0.23671 (0.0319)		0.3408 (0.032)		0.3096 (0.0265)	0.3576 (0.1161)		0.36544 (0.0055)
H6 (27-33 cm)	0.3454 (0.0212)		0.3514 (0.0177)		0.2948 (0.0208)	0.3421 (0.0307)		0.34328 (0.0188)
P (43 -48 cm)	0.3333 (0.0289)		0.36490 (0.023)		0.3129 (0.0321)	0.34057 (0.02352)		0.3454 (0.0112)

L'influence négative d'une texture sableuse a été mise en évidence dans les sols agricoles d'Egypte (El-duweini et Ghabbour, 1965), dans les sols de vignes français (Pérès *et al.*, 1998), alors que l'influence positive d'une texture argileuse a été démontrée dans des milieux forestiers suédois (Nordstrom et Rundfren, 1974). Dans le cas de textures telles que celles présentent sur nos sites d'étude, les travaux de Guild (1951) menés en Ecosse confirment nos résultats : la texture sablo-limoneuse comparée à une texture limoneuse est associée à un nombre moins important de vers de terre.

4.212 Influence des conditions pédo-climatiques sur les catégories écologiques

La comparaison des deux prairies permanentes met en évidence le fait que la prairie de Rennes favorise relativement plus le développement des épigés. Compte tenu de l'influence négative du pâturage souligné par Cluzeau et al. (1992), notre résultat suggère une pression de pâturage plus importante sur Quimper que sur Rennes. La pression de pâturage est fonction de la charge du troupeau (nombre et poids des animaux en lien avec la surface de la pâture), de la fréquence du pâturage, des périodes de pâturage. Les modes de gestion des prairies de Quimper et de Rennes (figure 10, page 26) semblent se différencier essentiellement par la fréquence du pâturage qui est moindre sur Rennes. Cependant, cette interprétation mériterait d'être étayée par de nouvelles expérimentations. Le plus souvent les travaux portant sur les prairies abordent essentiellement la comparaison entre des systèmes cultivés et des systèmes en prairie sans intégrer les différences de gestion des prairies. **Notre étude suggère qu'il serait souhaitable de développer des démarches intégrant précisément les variabilités de gestion de la prairie afin de pouvoir identifier les facteurs influençant la faune.**

La comparaison des deux monocultures maïs met en évidence le fait que le site de Rennes favorise relativement plus le développement des anéciques. Compte tenu de la forte interaction qui existe

avec le système cultural, cette différence d'importance relative des catégories écologiques sera développée lors de l'étude de l'influence des systèmes de culture (§ 4.222).

4.213 Influence des conditions pédo-climatiques sur les taxons

Notre étude a mis en évidence la présence caractéristique de certaines espèces lombriciennes sur les sites. **Ces espèces peuvent alors être considérées comme des indicateurs du contexte pédo-climatique.**

Ainsi les peuplements du site de Quimper sont caractérisés par la présence exclusive de *L. friendi*, *D. octaedra*, *A. nocturna*, *A. caliginosa* f. *trapezoides*. Les peuplements du site de Rennes sont caractérisés par la présence exclusive de *L. terrestris*, *A. giardi*, *D. mammalis*.

- *L. friendi* observé à l'extrême ouest de la Bretagne bien que n'étant pas en accord avec les travaux de Lamparski qui limite la localisation de l'espèce au sud est de la France (figure 25) confirme cependant les travaux de Binet (1993) et permet aussi d'appuyer la thèse biogéographique développée par Bouché (1972) concernant la distribution en France de *L. friendi* et de *L. terrestris* : *L. friendi* serait une espèce favorisée par les périodes climatiques chaudes et humides. A l'époque du réchauffement post-würmien (entre -50000 et 5000 ans) *L. friendi* occupait une vaste aire de répartition s'étendant de l'Irlande aux Alpes Occidentales, limitée dans les régions les plus nordiques par *L. terrestris*. Le refroidissement sub-boréal (-5000 ans), aurait favorisé l'invasion de l'aire de *L. friendi* dans sa partie nord-continentale par *L. terrestris*. Par ailleurs, l'observation unique de *L. friendi* à Quimper et de *L. terrestris* à Rennes démontre l'existence d'une vicariance écologique entre ces deux espèces (Bouché, 1972).

La distribution de ces deux espèces reflète donc l'influence des facteurs historiques de la région Bretagne combinés aux interactions biologiques de type compétition conduisant à une exclusion mutuelle des deux populations occupant une même aire (Binet, 1993).

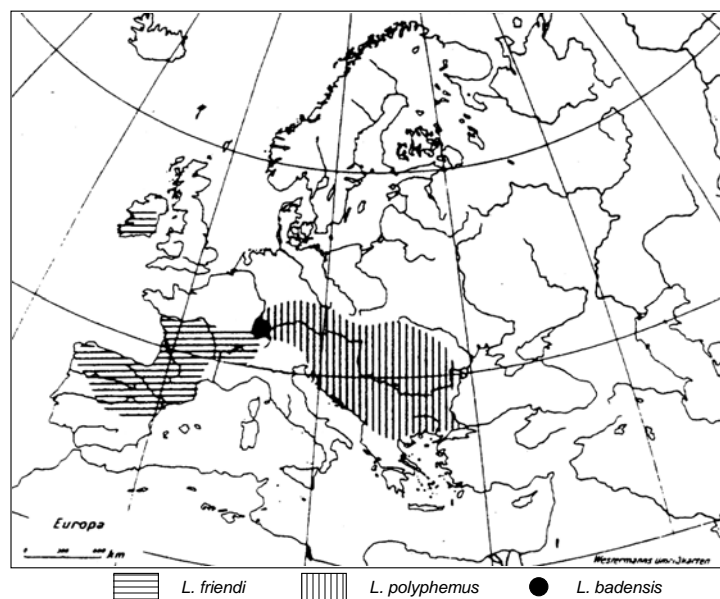


Figure 25 : Aire de répartition de *L. friendi*, *L. polyphemus*, *L. badensis* (Lamparski et al., 1987)

- En ce qui concerne la répartition des deux espèces anéciques du genre *A.*, notre travail a confirmé l'existence d'une forte compétition interspécifique, régissant la répartition de chacune des espèces. Elle se traduit par une exclusion entre *A. giardi* observé uniquement sur Rennes et *A. nocturna* recensé uniquement sur Quimper. Cette exclusion confirme les travaux de Binet (1993) et confirme aussi la possible localisation de *A. nocturna* dans l'ouest de la France. Ces deux espèces cohabitent avec une troisième espèce anécique *A. longa*, des associations déjà rencontrées (association entre *N. longa* et *N. nocturna* ; Binet, 1993), mais qui relève d'un fait rare (Bouché, 1972).
- En ce qui concerne la répartition des deux espèces du genre *D.*, une répartition similaire à celle qu'avait observé Binet (1993) est faite dans notre étude. Cependant, compte tenu des faibles densités, l'interprétation de cette répartition est difficile à réaliser.
- Au sein de l'espèce *A. caliginosa caliginosa* nous avons distingué les deux taxons *A. caliginosa typica* et *A. caliginosa f. trapezoides*, ces deux taxons se différenciant nettement morphologiquement (forme des pubercules). *A. caliginosa f. trapezoides* n'est observée que sur le site de Quimper, alors qu'*A. caliginosa typica* est observée sur les deux sites. Ce premier taxon semble donc être inféodé aux conditions du milieu, cependant l'interprétation de sa distribution est difficile car dans de nombreux travaux ces deux taxons sont associés. De plus, dans la littérature, la distinction entre *trapezoides* et *typica* correspond tantôt à des peuplements différents, tantôt à deux stades de croissance, tantôt à une combinaison arbitraire de populations (Bouché, 1972).

La présence exclusive de ces espèces sur des sites peut refléter les compétitions interspécifiques, mais aussi l'importance des facteurs biogéographiques dans la distribution des espèces comme le souligne Bouché (1972).

Si nos travaux ont permis de confirmer ces présences exclusives, il n'en demeure pas moins que ces espèces sont caractéristiques d'un milieu très localisé défini par un substrat pédologique et un contexte climatique. La robustesse du statut d'indicateur de l'état microbiologique des sols que nous leur avons attribué dans ce travail nécessiterait toutefois d'être testée en augmentant le nombre d'échantillons disponible dans un même contexte pédo-climatique.

4.22 Influence des systèmes cultureux

4.221 Influence des systèmes cultureux sur l'ensemble du peuplement lombricien

Notre étude a mis en évidence l'effet du système de culture sur le développement lombricien : quel que soit le site d'étude, les conditions associées aux systèmes monoculture-maïs permettent un développement lombricien (abondance et biomasse) significativement moins important que les prairies permanentes.

L'effet négatif de la mise en culture sur les lombriciens est un fait largement rapporté dans la littérature (Edwards and Lofty, 1977 ; Lee, 1985). Cette réduction des peuplements de lombriciens sous l'effet d'une intensification agricole est observé aussi bien en milieu tempéré qu'en milieu tropical (synthèse de Fragoso *et al.*, 1997, Descaëns 1999).

Les facteurs intervenant sur la diminution des peuplements lombriciens sont de deux types : (i) les facteurs **directs**, associés aux pratiques culturales, qu'il s'agisse du travail mécanique (labour, autre

broyeurs) ou de l'utilisation des pesticides, et (ii) les facteurs **indirects** qu'il s'agisse de la diminution des ressources trophiques ou de la perturbation répétée des habitats.

Le travail mécanique du sol, notamment le labour est reconnu comme ayant un effet négatif important sur les lombriciens. Une diminution de l'ordre de 50% de l'abondance à la suite du labour est rapportée régulièrement dans les études sur les cultures céréalières (Curry *et al.*, 1995). Cet effet peut être encore plus important. Ainsi selon Evans et Guild (1948), le labour peut réduire le peuplement de vers de terre de 70% en 5 ans, et selon Curry *et al.* (2002), une intensification des pratiques culturales peut réduire jusqu'à 80% les abondances lombriciennes en une seule saison. Un grand nombre de travaux comparant des situations avec et sans labour mettent en évidence le rôle majeur de ce facteur sur la réduction du nombre de lombriciens, les cultures sans labour (avec un travail minimum du sol sur les premiers centimètres, 10 cm ou 2.5 cm) permettant d'augmenter l'abondance, la biomasse et la diversité lombricienne (Maillard & Cuendet, 1997 ; Wuest, 2001). Cette modification du peuplement peut être rapide puisque après seulement deux années d'arrêt du labour, la densité lombricienne est supérieure à celle des techniques labourées (Kladivko *et al.*, 1997). Elle semble d'ailleurs atteindre rapidement un seuil puisque d'après les travaux de Jordan *et al.* (1997), l'effet de deux années de non-labour a pratiquement autant de conséquences qu'une plus longue période.

L'action négative du labour s'explique principalement par la blessure des vers de terre (les grands individus étant les plus sensibles) et par la perturbation répétée des habitats, mais aussi par la prédation par les oiseaux (Edwards & Lofty, 1978 ; Edwards 1983). L'importance de cette **prédation** lors du labour est cependant remis en question par les travaux de Cuendet (1983) selon lesquels les pratiques aratoires comprenant le labour et le hersage n'apportent à la surface que 13% du peuplement de vers qui ne sont pas consommés de manière systématique par les oiseaux.

Malgré les nombreux travaux de recherche rapportant l'effet néfaste du labour, ce dernier n'est pas observé de manière systématique. Certains travaux notent une densité lombricienne plus importante en système labouré profond qu'en système labour superficiel (Wyss and Glasstetter, 1992 ; Topoliantz *et al.*, 2000).

Ces résultats contradictoires mettent en évidence (i) qu'un ensemble de facteurs inter-agissent sur les peuplements lombriciens (un labour profond peut être compensé par des facteurs améliorants), (ii) que les peuplements lombriciens peuvent répondre différemment aux contraintes environnementales en fonction des espèces présentes (cet aspect sera développé ultérieurement).

En ce qui concerne **les pesticides**, leur influence est variable suivant le type de traitement. Alors que certains fongicides, notamment les cupriques, semblent avoir un effet toxique sur les lombriciens (Duddington, 1961 ; Cluzeau & Fayolle, 1988 ; Ablain, 2003), peu d'herbicides ont un effet vraiment important lorsqu'ils sont employés à des doses "normales" (Bachelier, 1978 ; Carbonel-grimbaud *et al.*, 1991). L'atrazine, herbicide employé dans le cadre de notre étude, est reconnu comme pouvant avoir un effet dépressif sur les densités lombriciennes (Fox, 1964), la concentration létale à 50% sur les lombriciens a été fixée à 78 mg par kg de sol par l'Organisation Mondiale de la Santé (1996). Compte tenu des doses appliquées sur nos sites d'étude (750 mg/ha de matière active sur le maïs de Rennes et 2000 mg/ha sur le maïs de Quimper), les herbicides ne semblent pas avoir un effet dépressif direct majeur sur les populations. Cependant, il est important de noter que la majorité des tests écotoxicologiques sont menés sur des espèces épigées, le transfert à des peuplements complets n'est donc pas toujours aisé. De plus, au-delà de l'action directe que peuvent avoir les herbicides sur les lombriciens, ils ont aussi une action indirecte par la diminution de la végétation dont se nourrissent les vers de terre. De fait, l'appréciation réelle de l'impact des herbicides sur la communauté lombricienne reste difficile.

En ce qui concerne **les ressources trophiques**, l'effet négatif d'une absence ou d'une diminution de la ressource trophique est largement rapportée dans la bibliographie (Edwards and Lofty, 1977, Lee, 1985 ; Doube, 1994 ; Pérès *et al.*, 1998 ; Mele *et al.*, 1999). La diminution de la ressource est en partie liée à la disparition d'un couvert herbacé permanent qui ne permet plus la restitution régulière de matière organique morte à la surface du sol, et d'autre part à la diminution des teneurs organiques du sol consécutive à toute culture à caractère répétitif et intensif. Cette diminution des teneurs organiques dans le sol est illustrée sur le site de Quimper : depuis 1978, malgré un apport annuel de lisier de porc, la teneur en matière organique du sol (% de MO, N*20) a diminué de 1,15 point sur le maïs (figure 26), alors que même sans apport de lisier il augmente régulièrement sur la prairie permanente depuis la mise en place de l'essai, mettant en évidence l'enrichissement organique du sol *via* le couvert herbacé. En ce qui concerne la prairie temporaire, l'évolution des teneurs en matière organique est irrégulière, mais cependant elle n'apparaît pas être liée directement à l'action d'un labour puisque les teneurs en matière organique tantôt diminuent après le labour (1982, 1994), tantôt augmentent (1978, 1990, 1998) ; il serait intéressant de réaliser des mesures plus systématiques des teneurs en matière organique à un pas de temps d'une année pour pouvoir faire le lien entre ces teneurs et l'évolution des peuplements lombriciens.

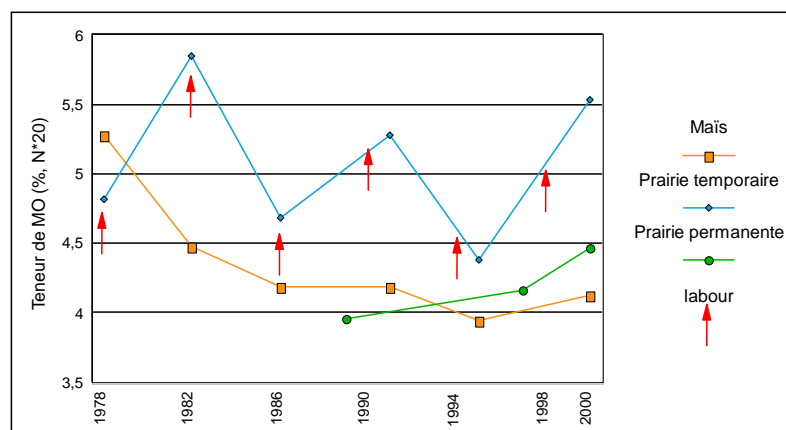


Figure 26 : Evolution des teneurs en matière organique du sol (%) sur le site de Quimper

Si notre étude sur le site de Quimper confirme la diminution des teneurs en matière organique du sol liée à une culture à caractère intensif et répétitif, déjà citée dans la littérature (Guérif, 1986 ; Stockfish *et al.*, 1999), cette évolution des teneurs organiques ne présente cependant pas un caractère systématique, comme nous l'avons observé sur le site de Rennes. En effet, sur ce dernier les teneurs en matière organique sous le maïs ont augmenté depuis la mise en place de l'essai passant de 1,8% en 1995 à 2,5% en 2000. Cette augmentation, pourrait résulter des propriétés physico-chimiques générées par la texture limoneuse, notamment la capacité à créer un plus grand nombre de colloïdes organo-minéraux que la texture sablo-limoneuse du site de Quimper (Schnitzer, 1978), suggérant ainsi une protection des matières organiques différente en fonction de la texture.

Malgré cette augmentation des teneurs organiques sur la monoculture maïs, il n'en demeure pas moins que ces teneurs restent inférieures à celles observées sur la prairie permanente, confirmant ainsi le rôle prépondérant de la ressource trophique pour les peuplements lombriciens.

Entre les prairies et le maïs, la disparition du couvert herbacé, au-delà de diminuer la ressource trophique, modifie aussi les conditions du milieu, ce qui peut expliquer les différences d'abondances lombriciennes entre ces modalités. Le couvert herbacé constitue une **protection** pour les vers, (i) vis

à vis de la prédation, ce qui a une influence particulièrement marquée pour les vers de surface (épigés) et (ii) vis-à-vis des écarts thermiques (Hayes *et al.*, 1978 in Gerard et Hayes, 1979).

Sur le site de Quimper, notre étude a aussi mis en évidence la position intermédiaire en termes de densités et de biomasses de la prairie temporaire : significativement inférieures à celles de la prairie permanente, elles apparaissent supérieures à celles de la monoculture-maïs.

Bien que dans le cadre de notre étude, le fait d'avoir travaillé sur des parcelles différentes ne nous autorise pas à reconstituer la cinétique des peuplements, ces résultats sont en accord avec les travaux de Kladvík et al. (1997) : après une année de prairie, les peuplements lombriciens de la prairie temporaire sont plus importants en abondance et en biomasse que les peuplements du maïs, et ceux de Barley (1959) qui met en évidence l'effet bénéfique de l'intégration d'une prairie dans une rotation.

4.222 Influence des systèmes culturels sur les catégories écologiques

Un certain nombre de travaux mettent en évidence l'influence négative des pratiques culturales sur les différentes catégories écologiques (Hopp, 1947 ; Lee, 1985 ; Cluzeau *et al.*, 1987 ; Binet, 1993 ; Fragoso *et al.*, 1997 ; Chan, 2001 ; Descaëns, 2002). **Notre étude met en évidence des réponses variables suivant les catégories écologiques et permet de compléter les résultats d'autres études en distinguant les paramètres influant chacune de ces catégories écologiques.**

La comparaison des monocultures en maïs et des prairies montre que les densités des adultes et des juvéniles des trois catégories écologiques sont toutes très faibles dans le maïs. Cependant (i) les épigés sont influencés de manière plus importante que les autres catégories, allant jusqu'à disparaître, (ii) les anéciques sont aussi très sensibles (notamment sur Quimper), et (iii) d'une manière générale les individus adultes sont les plus affectés. Ces modifications du peuplement sont les conséquences directes et indirectes des pratiques culturales :

- les épigés sont reconnus comme étant les plus sensibles à la mise en culture (Hopp, 1947), cette sensibilité est due principalement à l'absence de couvert herbacé (ressource trophique et protection), et dans une moindre mesure à l'action des herbicides, car bien que ces derniers n'aient qu'un faible effet toxique sur les lombriciens, la localisation à la surface du sol de ces individus les rend tout particulièrement vulnérables à l'application de pesticides ;
- les anéciques sont aussi très sensibles à une mise en culture : a) ces espèces de grande taille sont bien plus menacées par l'action de la charrue (Rovira *et al.*, 1987) que les endogés (Wyss & Glasstetter, 1992), et b) la destruction annuelle de leur habitat perturbe ces espèces sachant qu'elles vivent dans des galeries sub-verticales à verticales de type permanent (Lee and Foster, 1991). De fait, dans notre étude, la très forte sensibilité des anéciques est très bien illustrée sur le site de Quimper. Cependant sur le site de Rennes, les anéciques présents semblent être moins sensibles à la mise en culture. Cette différence pourrait s'expliquer par quatre principaux processus :
 - les espèces présentes sur Rennes sont moins sensibles au labour en lien avec des réseaux de galeries différents comme cela a été mis en évidence par Jégou *et al.* (1998) comparant le réseau de *L. terrestris* à celui de *N. giardi*. Cette hypothèse est toutefois peu probable dans notre étude compte tenu de la présence de deux espèces appartenant

au genre *Lumbricus* dans les deux sites. De plus ce genre est reconnu comme étant sensible aux perturbations mécaniques (Cluzeau *et al.*, 1987).

- les espèces anéciques sur Rennes sont plus résistantes aux pressions anthropiques en lien avec leur stratégie adaptative leur permettant de répondre aux pressions et leur plus grande mobilité. Cette hypothèse, se base sur les travaux de Descaëns & Jiménez (2002), qui ont expliqué par ces deux paramètres la résistance de *M. carimaguensis* (espèce anécique) aux pressions anthropiques. Cependant, cette hypothèse ne semble pas pouvoir être retenue dans le cadre de notre étude : (i) les espèces anéciques présentes ont un faible effort de reproduction (stratégie K ; Satchell, 1980), (ii) leur mobilité n'est sans doute pas supérieure à celles des individus de Quimper,
 - l'effet toxique potentiel du lisier (Pain, 1974 ; Curry, 1976 ; Cotton & Curry, 1980): sur Quimper, le lisier est 1.7 fois plus concentré en ammonium que sur Rennes (2.65 g/l sur Quimper vs 1.59 g/l sur Rennes)
 - la chronologie des interventions en maïs (se reporter au chapitre 1). Sur le site de Quimper, l'application du lisier est réalisée avant le travail du sol, alors que sur le site de Rennes, cette application est faite plusieurs semaines après le travail du sol et est suivie d'un travail superficiel du sol (bineuse). De ce fait, sur le site de Quimper, l'écoulement du lisier dans le sol va se faire en utilisant préférentiellement les réseaux de galeries des anéciques, l'ammoniac pouvant ainsi les intoxiquer. Au contraire, sur le site de Rennes, le travail du sol est réalisé avant l'application du lisier, la diffusion de l'effluent va se faire tant par la porosité d'origine mécanique que par la porosité biologique, le lisier peut alors affecter de manière plus homogène l'ensemble du sol. Les lombriciens présents dans le sol sont alors moins directement soumis .
- les caractéristiques morphologiques et comportementales des endogés leur permettent de mieux résister aux contraintes anthropiques que les deux autres catégories écologiques. Leur présence plus importante dans des systèmes anthropisés a été soulignée dans plusieurs travaux (Binet, 1993 ; Chan, 2001 ; Fragoso *et al.*, 1997),
 - les individus adultes sont les plus affectés, car par leur grande taille ils subissent corporellement l'action négative du labour ; de plus cette perturbation mécanique annuelle peut limiter la possibilité des individus à atteindre le stade adulte. Le cycle de développement des lombriciens est de 50 semaines pour l'espèce anécique *A. longa*, et de l'ordre de 36 semaines pour *A. chlorotica* et de 55 semaines pour *A. caliginosa* et *A. rosea* (Wilcke, 1952).

Si les résultats obtenus dans notre étude ont pu être expliqués grâce à la bibliographie, ils ont cependant permis de mettre en évidence le maintien possible de certains espèces anéciques (*L. terrestris* sur la parcelle de maïs Rennes) malgré les contraintes anthropiques. Ce résultat original compte tenu de la bibliographie (les endogés sont reconnus comme étant les plus résistants aux pressions anthropiques ; Wyss & Glasstetter, 1992 ; Binet, 1993 ; Fragoso, 1997 ; Chan, 2001), suggère l'importance de la chronologie des interventions culturales et notamment de la date du labour par rapport à l'épandage de lisier. De nouvelles études sur le fonctionnement physique des sols en lien avec les interventions culturales devraient permettre de tester cette hypothèse ; il conviendrait ainsi de pouvoir apprécier les variations de la diffusion du lisier avant ou après un travail du sol et de tester par la suite l'impact sur la toxicité potentielle du lisier sur les lombriciens.

En ce qui concerne le peuplement composant la prairie temporaire sur le site de Quimper...

La comparaison du peuplement de la prairie temporaire et de la prairie permanente montre que la densité d'épigés est réduite en prairie permanente. Cette observation pourrait être mise en relation avec le piétinement qui n'est présent que sur la prairie permanente (Cluzeau *et al.*, 1992).

La comparaison de la prairie temporaire et de la monoculture maïs montre que les densités d'épigés et d'anéciques sont plus importantes en prairie temporaire. En émettant l'hypothèse que le peuplement de la prairie temporaire, avant la mise en place de la prairie, présentait une structure proche de celle de la monoculture maïs (quasi-absence d'épigés, très peu d'anéciques), il s'avère qu'au bout d'une seule année de prairie, les conditions associées à ce système de culture favorisent de manière significative le développement d'épigés et celui des anéciques, au détriment des endogés.

- La présence importante des épigés peut être liée (i) à une recolonisation du milieu par des individus exogènes au site, les épigés ayant une grande capacité à se déplacer, particulièrement au cours d'événements pluvieux (Doeksen, 1967), ou (ii) à une recolonisation du milieu par des individus endogènes qui auraient résister à la pression anthropique sous la forme de cocons.
- L'importance des anéciques peut s'expliquer par la disparition des contraintes anthropiques qui perturbent leur habitat, génèrent des dommages corporels, et réduisent les apports de matière organique.
- Les faibles densités relatives et absolues des endogés semblerait indiquer une compétition entre ces derniers et les deux autres catégories écologiques. Cette compétition n'est pas rendue compte à ce jour dans la littérature.

Les observations nous ont donc permis d'élaborer un certain nombre d'hypothèses expliquant la structure du peuplement sur la prairie temporaire. Cependant, afin de réellement pouvoir expliquer cette structure, il apparaît nécessaire de faire un suivi de la dynamique de ces peuplements sur l'ensemble du cycle de la rotation (lors de la phase en maïs puis régulièrement pendant les 3 années en prairie). Cette démarche est encore peu développée dans les travaux de recherche, car nécessitant des expérimentations sur du long terme. Cependant elle présente un intérêt considérable pour les modes de gestion agricoles où les rotations cultures/prairie peuvent être importantes.

4.223 Influence des systèmes culturels sur les taxons

L'influence des systèmes culturels sur la distribution des lombriciens et sur la richesse taxonomique est un fait rapporté largement dans la bibliographie, l'ensemble de ces travaux s'accordant pour dire qu'une intensification des pressions anthropiques s'accompagne d'une diminution de la richesse spécifique (Lee, 1985 ; Cluzeau *et al.*, 1987 ; Binet, 1993 ; Fragoso *et al.*, 1997 ; Chan, 2001 ; Descaëns, 2002).

Notre étude complète l'ensemble de cette bibliographie, tout en apportant un complément d'information concernant la sensibilité des espèces lombriciennes aux pratiques anthropiques définissant les systèmes culturels. Ainsi, notre étude a permis de mettre en évidence la sensibilité de *D. mammalis* ou *A. nocturna* qui n'ont été échantillonnées que sous prairie permanente, à Rennes et Quimper respectivement. Pour d'autres espèces cette sensibilité s'observe dans la baisse de leurs effectifs. Par exemple *L. friendi*, diminue fortement lors de la mise en culture (site de Quimper). Enfin certains taxons montrent une résistance à la mise en culture, comme par exemple *A. caliginosa*

typica et *A. r. rosea* qui sont récoltées sous maïs dans les deux sites d'étude. Cette résistance peut s'expliquer par (i) **les traits morphologiques, physiologiques et comportementaux** de ces espèces qui possèdent à la fois une faible sensibilité aux perturbations physiques (petite taille du corps, localisation dans le sol) et aux modifications chimiques des caractéristiques du sol (géophagie, comportement de nutrition) liées à la mise en place des cultures, mais aussi (ii) à **des traits d'histoire de vie** essentiels au développement des populations en milieu perturbé (taux de reproduction, vitesse de développement ...).

Cette différence de sensibilité aux pratiques agricoles explique la grande diversité des assemblages sous prairie permanente et l'érosion de la richesse spécifique observée aussi bien sous maïs que dans les prairies temporaires.

4.3 Conclusion

L'étude des peuplements lombriciens dans cette large gamme de contextes pédo-climatiques et culturels a permis de mettre en lumière quatre principaux résultats :

- L'abondance et la biomasse se sont révélées être des indicateurs pertinents de la pression anthropique, et ce quel que soit le contexte pédo-climatique,
- De la même manière l'évolution de la richesse spécifique et la diversité traduisent les modifications liées à la mise en culture, par disparition des espèces sensibles,
- Les catégories écologiques constituent, elles aussi, des indicateurs de la pression anthropique lorsque l'on considère leur importance relative au sein du peuplement. Il convient toutefois de souligner que ce pouvoir indicateur peut être modifié par la technique de prélèvement choisie.
- La structure spécifique des peuplements se différencie, elle aussi, en fonction des contextes culturels, mais elle rend compte aussi des différences pédo-climatiques des sites d'étude. Ces différences sont d'autant plus marquées que l'on fait intervenir le stade de développement des individus.

Si les "taxon-stade" ou "catégorie écologique-stade" peuvent être caractéristiques d'un contexte agro-pédo-climatique, ils ne peuvent cependant pas être considérés comme des indicateurs au sens strict. En effet, l'espèce pour se maintenir dans un milieu doit effectuer son cycle en passant par les deux stades de développement. Ces "taxon-stade" ou "catégorie écologique-stade" doivent être pris comme des descripteurs caractéristiques des conséquences du fonctionnement (ou du dysfonctionnement) du sol sur le déroulement du cycle de développement des organismes. L'intégration du stade de développement permet de définir des **Unités Ecologiques Fonctionnelles (UEF)** qui combinent le stade de développement des individus à la catégorie écologique, et des **Unités Taxonomiques Fonctionnelles (UTF)** qui combinent le stade de développement des individus à un taxon. Les futures recherches qui seront développées dans cette optique devront être centrées sur les différences entre stade de développement en particulier pour mieux cerner les différences métaboliques existant entre adultes et juvéniles.

Chapitre 3

Interactions entre les lombriciens et la macroporosité observée *in situ* sur un profil de sol

Chapitre 3

Interaction entre les lombriciens et la macroporosité observée in situ sur un profil de sol

Introduction

L'activité des lombriciens génère une porosité couvrant un large spectre depuis la microporosité jusqu'à la macroporosité. Suivant les auteurs, la limite inférieure du diamètre équivalent d'une galerie d'origine lombricienne est variable : de l'ordre de 1 mm selon Mc Coy et al. (1994) et Lighthart (1997), elle serait supérieure à 1 mm selon Lee (1985) et Quilin (1999), due à l'augmentation du volume corporel lors du creusement des galeries, et serait supérieur à 2 mm selon Jeanson (1968) ; la porosité inférieure à 2 mm pouvant être associée selon cet auteur à l'activité microbienne.

Dans le cadre de notre étude, compte tenu de la difficulté d'observation au terrain d'une porosité de diamètre inférieur à 2 mm, et de l'origine incertaine d'une telle porosité (origine potentiellement lombricienne, mais aussi racinaire, Lightart, 1996 ; Pérès *et al.*, 1998b), nous avons limité notre quantification à la porosité de diamètre équivalent supérieur à 2 mm.

Le chapitre précédent nous a permis de mettre en évidence l'influence significative que peuvent avoir les systèmes culturaux sur les peuplements lombriciens, tant en termes d'abondance et de biomasse qu'en termes de richesse spécifique et de structure spécifique. Nous avons aussi mis en évidence l'influence des contextes pédo-climatiques sur la structure spécifique.

Lors d'études antérieures, réalisées sous prairie permanente, nous avons mis en évidence, une relation positive entre la densité lombricienne et la densité porale (Pérès *et al.*, 1998b).

Les objectifs de ce chapitre sont maintenant (i) de faire le lien entre les caractéristiques des peuplements lombriciens et la porosité qu'ils génèrent en calant dans le temps et dans l'espace les échantillonnages lombriciens et les quantifications de porosité, et (ii) d'appréhender l'évolution de cette relation dans différents systèmes culturaux (prairie permanente, prairie temporaire, monoculture maïs) et à différents contextes pédo-climatiques (site de Quimper, site de Rennes).

In fine, notre étude doit permettre d'apprécier dans quelle mesure, la macroporosité d'origine biologique observée sur un profil de sol est indicatrice des communautés lombriciennes en présence.

Ce travail est présenté en deux parties :

- la première consiste en une mise en relation des densités lombriciennes et des densités porales étudiées globalement, de manière à répondre à la question suivante : existe-t-il une relation entre le nombre de lombriciens prélevés au terrain et le nombre de pores quantifiés ?
- la seconde consiste en une mise en relation des caractéristiques du peuplement lombricien et des caractéristiques de la porosité. Dans cette partie, le peuplement lombricien est caractérisé par les catégories écologiques et les espèces, et la porosité est caractérisée par la taille et la forme des pores. Cette caractérisation plus fine des variables biologique et physique doit permettre de répondre à la question suivante : l'utilisation de descripteurs plus précis permet-elle d'affiner la relation potentielle pouvant exister entre ces 2 variables, lombriciens et macroporosité?

2. Matériel et méthodes

Après extraction des lombriciens selon le protocole développé dans le chapitre précédent (Chapitre 2)²⁷, la quantification de la porosité est réalisée sous cette zone d'échantillonnage.

2.1 Le peuplement lombricien

Dans l'optique d'associer les lombriciens à la porosité, tenant compte de la morphologie des vers récoltés, nous avons posé l'hypothèse que seuls les anéciques et endogés d'un poids supérieur à 0.3 g pouvaient engendrer une porosité observable à l'œil nu. Ces lombriciens constituent le peuplement dit "efficient" vis-à-vis de la création de macropores.

La relation entre la densité lombricienne et la porosité est étudiée à partir de trois bases de données biologiques liées à la zone de prélèvement (figure 27) :

- la première correspond aux lombriciens extraits sur l'ensemble du m²,
- la deuxième aux lombriciens extraits sur la zone directe et sur la zone périphérique, définissant la zone large et qui correspond à une surface de ¼ m²,
- la troisième aux lombriciens extraits juste au-dessus de la zone de quantification de la porosité, définissant la zone directe et qui correspond à une surface de 1/16^{ème} m².

Compte tenu de la forte hétérogénéité spatiale existant dans une monoculture maïs, nous avons étudié la zone sous le rang, ainsi que la zone dans l'inter-rang.

²⁷ Les lombriciens sont extraits par une solution formolée suivie d'un tri manuel (Bouché, 1972a ; Cluzeau *et al.*, 1999). Le prélèvement est réalisé sur une surface de 1 m², subdivisée en 64 pixels ce qui permet d'apprécier la distribution spatiale intra-mètre carré du peuplement lombricien.

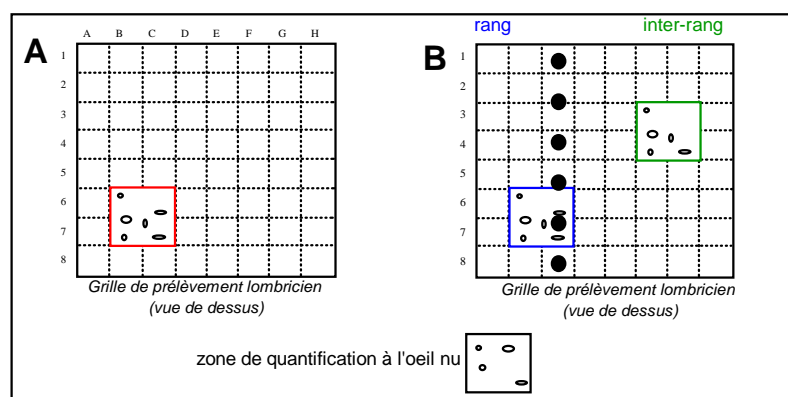


Figure 27 : Localisation des trois zones d'étude du peuplement lombricien : zone directe, zone large, m².
A : sous prairie, B : sous maïs

Dans ce chapitre, nous avons tenu compte des peuplements lombriciens extraits par le formol uniquement sans intégrer les données issues du tri manuel. Ce choix repose sur (i) la difficulté d'appliquer un correctif adapté (se référer au Ch. 2), (ii) les individus récoltés par le tri manuel sont majoritairement de petite taille, ce qui minimise le nombre d'individus qui aurait pu appartenir au peuplement "efficient".

2.2 La macroporosité

La quantification de la macroporosité peut être réalisée de manière systématique tous les 5 à 10 centimètres (Lightart, 1996) ou basée sur les caractéristiques agro-pédologiques des niveaux (Pérès *et al.*, 1998b). Cette dernière démarche que nous avons adoptée nécessite en amont de toute quantification, la distinction des différents niveaux agro-pédologiques sur lesquels nous réaliserons la quantification porale. Cette distinction est réalisée par la description des profils culturaux.

2.21 Description des profils

La description des profils culturaux *in situ* est réalisée sur une fosse creusée à l'aplomb de la zone d'échantillonnage des lombriciens²⁸. Nous avons adopté la méthode de description de Gautronneau et Manichon (1989) dont l'objectif est de relier les caractéristiques structurales au travail du sol. Elle consiste en une analyse macroscopique de la structure et est basée sur une double partition des états structuraux : une partition verticale qui distingue les niveaux correspondant à des caractéristiques et à des processus de différenciation variés, et une partition latérale qui rend compte des étapes différentes des interventions culturales.

Dans le cadre de notre étude, la description des profils est faite de manière simplifiée par rapport à cette méthode : à partir de la double partition du profil, nous décrivons qualitativement les organisations structurales de chaque niveau, mais sans réaliser une réelle cartographie des profils.

²⁸ La fosse présente une surface de 1m X 80 cm ; la profondeur est variable suivant le site d'étude : sur le site de Quimper, elle correspond à l'apparition de la roche mère, sur le site de Rennes, nous avons limité la profondeur de la fosse à 1 m

2.22 Quantification de la porosité

La quantification de la macroporosité est effectuée sous la zone d'échantillonnage des lombriciens, sur le plan horizontal de chacun des niveaux agro-pédologique préalablement définis (figure 28).

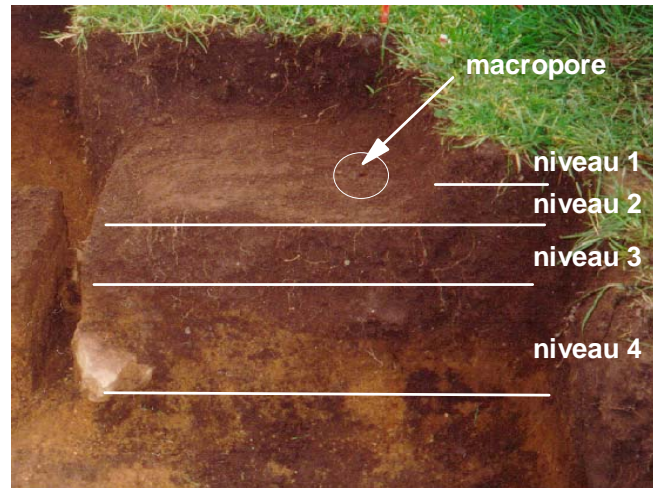


Figure 28 : Localisation des zones de quantification de la macroporosité

La quantification des galeries peut être réalisée sur différentes surface de sol : 400 cm² (Ligthart & Peek, 1997), 900 cm² (Ligthart & Peek, 1997 ; Pérès *et al.*, 1998b), 2500 cm² (Ehlers, 1975 ; Kretzschmar, 1987 ; Bouma, 1990, Sveittrup *et al.*, 1997). Dans le cadre de notre étude, nous avons opté pour une surface de 1/16^{ème} m² (25X25 cm), nous permettant de caler la quantification de la porosité avec les lombriciens récoltés à la surface (la grille "porosité" correspond à 4 pixels de la grille "lombriciens" = zone directe).

Principe

Sur le niveau agro-pédologique étudié, une surface sensiblement supérieure à la grille est dégagée délicatement au couteau afin de mettre les pores en évidence. L'étude de la porosité est faite à l'œil nu sur le plan horizontal, ce qui nous permet d'apprécier l'activité liée notamment aux anéciques (référence Ch. 2) qui créent des réseaux de galeries à orientation verticale et participent activement aux processus de pédogenèse et au fonctionnement du sol.

Chaque pore d'origine lombricienne est caractérisé par deux variables (Pérès *et al.*, 1998) (tableau 28) :

- la taille du pore basée sur son diamètre équivalent (d_e) : moyen [$2\text{mm} < d_e < 5\text{mm}$], grand [$d_e > 5\text{mm}$],
- la forme de la paroi du pore : ronde, intermédiaire.

Tableau 28 : Code des pores caractérisés par leur taille et leur forme (les couleurs des fanions)

Forme	Taille	
	Moyen (vert) $2\text{mm} < d_e < 5\text{ mm}$	Grand (rouge) $d_e > 5\text{ mm}$
Ronde (blanc)	MR	GR
Intermédiaire (bleu)	MI	GI

Chaque pore est identifié sur le terrain par un fanion bicolore (figure 29) ; le nombre et la localisation de chaque pore sont reportés sur une fiche de terrain.

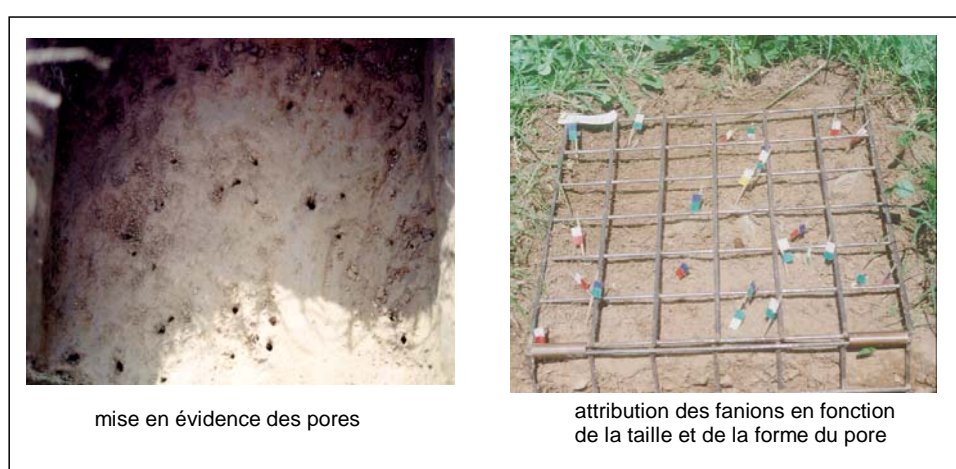


Figure 29 : Étude de la porosité d'origine biologique

Une des difficultés de l'observation au terrain de la porosité tient au risque de confusion entre une porosité d'origine lombricienne et une porosité d'origine racinaire. Dans le cadre de notre étude, ce risque est très faible car (i) dans le cas des prairies (permanente ou temporaire), le système racinaire développé ne crée pas de macropores tubulaires ; (ii) dans le cas du maïs, les macropores associés à la décomposition des racines de maïs sont gainés par de la matière organique fibreuse correspondant à la lignine non décomposée.

2.3 Traitement statistique

Compte tenu de l'absence de normalité des résidus des valeurs, la relation entre les données lombriciennes et les données de macroporosité est testée statistiquement par l'application du test de corrélation de rang de *Spearman*. Ce test non paramétrique est adapté à la petite taille de l'échantillon.

La relation est visualisée par un diagramme de dispersion auquel est superposé, à titre indicatif, la droite de régression.

3. Description des profils

3.1 Site de Quimper

3.11 Monoculture maïs (fertilisation lisier)

Le profil cultural de la monoculture maïs fertilisée par le lisier est schématisé sur la figure 30.

La partition verticale permet de distinguer :

- 0-10 cm : horizon H1, horizon de reprise superficielle du travail du sol ; il associe le labour et le passage du roto-herse
- 10-25 cm : horizon H5, horizon de labour ; il correspond à un mixte entre le passif cultural et le labour
- 25-35 cm : horizon H6, semelle de labour.
- 35-50 cm : horizon P1, horizon structural

La partition latérale permet de distinguer :

- L1 qui correspond aux emplacements affectés par les roues d'engins après les derniers travaux d'ameublissement superficiel (leurs traces sont visibles en surface au moment de l'observation)
- L3 qui correspond aux emplacements indemnes des passages de roues.

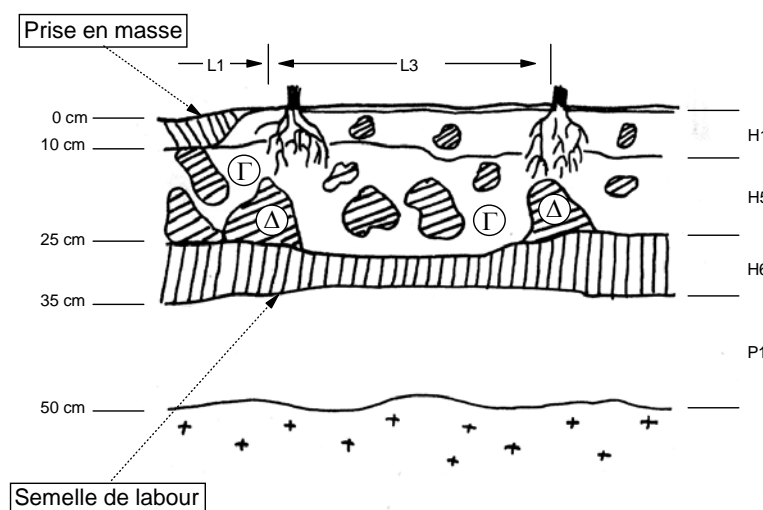


Figure 30 : Profil cultural sur monoculture maïs, Quimper (fertilisation lisier)

En position L1, nous avons observé une prise en masse dans le horizon H1. L'horizon H5 est caractérisé par la présence de mottes compactes décimétriques à faible porosité interne (type \blacktriangleright), présentant très peu de traces d'activité biologique (seulement quelques rares racines très fines), et

des zones de mottes polyédriques centimétriques dont la porosité tubulaire et fissurale interne est importante (type Φ) ; des cavités sont présentes entre les mottes compactes.

En position L3, un horizon H1 de reprise de labour coiffe l'horizon H5 et présente des mottes compactes centimétriques, résultant de l'action du roto-herse. Ces petites mottes sont associées à une structure grumeleuse centimétrique. L'horizon H5 est constitué d'un assemblage de mottes décimétriques et centimétriques compactes et de zones à structure polyédrique millimétrique à sous-structure microgrumeleuse. De nombreuses racines sont présentes dans les deux horizons, mais leur densité diminue dans l'horizon H5. Une semelle de labour, présentant une structure massive, est observée sur tout le profil à une profondeur variant entre 25 et 30 cm. Elle est caractérisée par un lissage du fond du labour et un tassement qui s'exprime sur 5 cm (horizon H6) et affecte l'horizon structural (horizon P1) sur 5 autres centimètres. L'horizon P1 (horizon structural) est peu enrichi en matière organique et présente une structure grumeleuse à forte microporosité.

3.12 Prairie temporaire (prairie de rotation, fertilisation lisier)

Le profil cultural de la prairie temporaire est schématisé sur la figure 31.

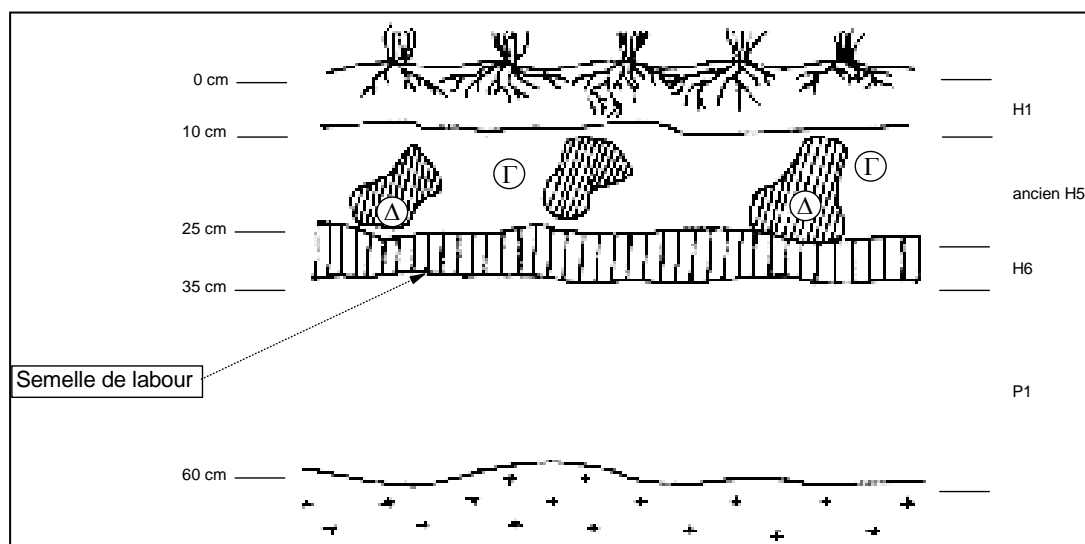


Figure 31 : Profil cultural sur la prairie temporaire (fertilisation lisier), Quimper

La partition verticale permet de distinguer 4 horizons :

- 0-2 cm : horizon à forte densité racinaire, définissant un mat racinaire.
- 2-10 cm : horizon H1, horizon de reprise de labour et de lit de semis. La structure est polyédrique centimétrique associée à une structure grumeleuse. La macroporosité entre les mottes est importante.
- 10- 25 : ancien horizon H5 labouré non repris. Il correspond à un assemblage de mottes polyédriques centimétriques peu compactes et de mottes compactes décimétriques (type Ψ) héritée de la phase maïs de l'année précédente.
- 25-35 cm : horizon H6 (semelle de labour). Cet horizon est compact et présente une structure massive. Il est observé de manière nette sur tout le profil.

- 35-60 cm : horizon P1 (horizon structural). Cet horizon est peu enrichi en matière organique et présente une structure grumeleuse à forte microporosité. Sa limite inférieure qui repose sur l'altérite est très ondulée.

Aucune distinction latérale n'est observée.

3.13 Prairie permanente

Le profil²⁹ cultural de la prairie permanente est schématisé sur la figure 32.

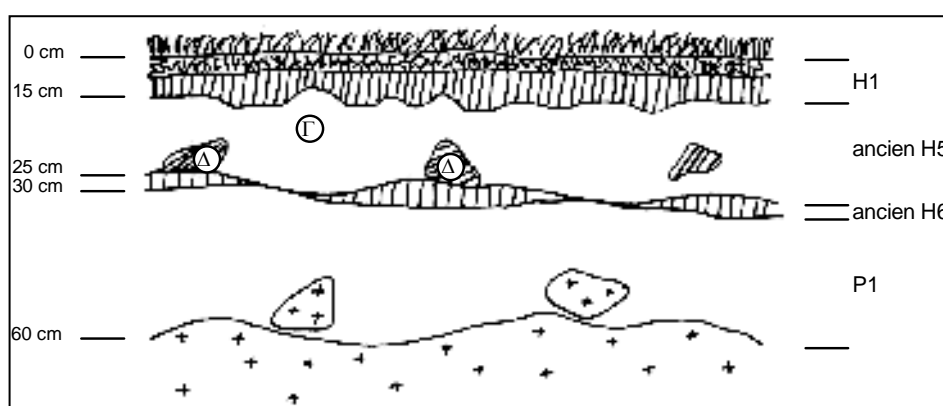


Figure 32 : Profil cultural sur la prairie permanente, Quimper

La partition verticale permet de distinguer 4 horizon :

- 0-3 cm : horizon à forte densité racinaire, définissant un mat racinaire.
- 3-15 cm : horizon H1 (semelle de piétinement). Cet horizon est très compact et présente une structure polyédrique subanguleuse à état interne \blacktriangleright dominant. Dans cet horizon, les racines apparaissent pour certaines nécrosées (présence d'un manchon ferrique autour de la racine, ce qui est indicateur d'un dysfonctionnement biologique) et très localement, des zones réduites sont aussi observées (couleur bleue-grisâtre).
- 15-25 cm : horizon présentant une structure polyédrique subanguleuse centimétrique associée à une structure microgrumeleuse dans la porosité. Quelques mottes compactes centimétriques sont observées et pourraient correspondre à des reliques de mottes \blacktriangleright héritées d'un labour ancien (ancien horizon H5)
- 25-30 cm : horizon compact discontinu présentant localement une structure massive. Il s'agit des reliquats d'une ancienne semelle de labour (ancien horizon H6).

²⁹ La présence de structure liée à une pression anthropique (pâturage) et les vestiges d'un ancien travail du sol, nous ont permis de décrire le profil suivant la méthode du profil cultural

- A partir de 30 cm : horizon P1 (horizon structural). Cet horizon est enrichi en matière organique. Sa structure est polyédrique peu nette à sous structure microgrumeleuse. Quelques blocs de granite y sont observés. Sa limite inférieure qui repose sur l'altérite est très ondulée.

3.2 Site de Rennes

3.21 Monoculture maïs (fertilisation lisier)

Le profil cultural de la monoculture est schématisé sur la figure 33. Une partition similaire à celle sur Quimper est observée : la partition verticale aboutit à 4 horizons et la partition latérale aboutit à L1 (emplacements affectés par les roues d'engins) et L3 (emplacements indemnes des passages de roues).

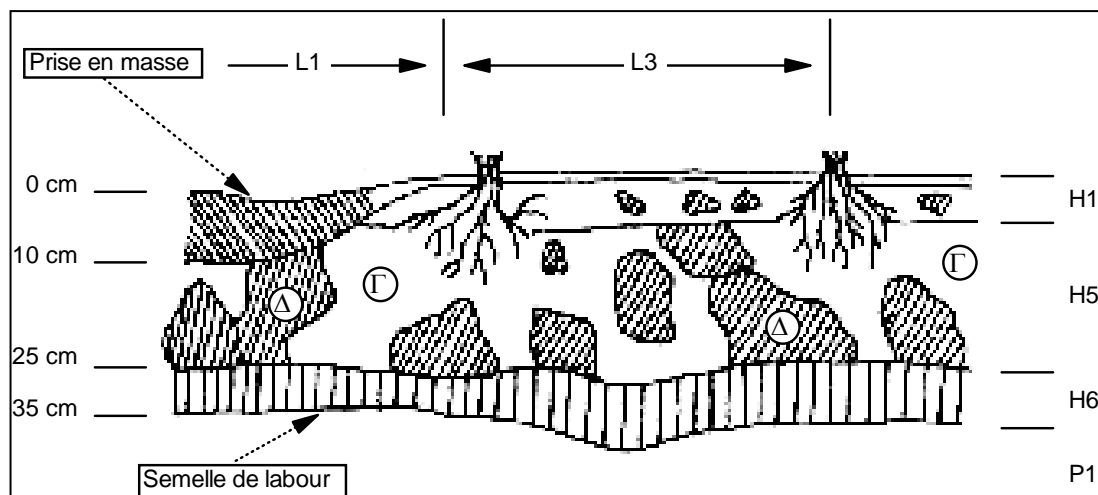


Figure 33 : Profil cultural sous monoculture maïs (fertilisation lisier), Rennes

Les horizons distingués par la partition verticale sont caractérisés comme suit :

- 0-10 cm : horizon H1, horizon de reprise superficielle du travail du sol. Cet horizon est caractérisé par (i) la présence dans les trois premiers centimètres d'une structure lamellaire, relative au caractère battant du sol, et (ii) la présence de mottes compactes centimétriques associées à une structure grumeleuse centimétrique.
- 10-25 cm : horizon H5, horizon labouré non repris par les façons superficielles. Il est caractérisé par un nombre important de mottes compactes centimétriques et décimétriques de type \blacktriangledown , associées à une structure polyédrique centimétrique subanguleuse. Quelques traces d'hydromorphie peuvent apparaître à la base de cet horizon.
- 25-33 cm : horizon H6, semelle de labour. Cette semelle est observée sur tout le profil et présente une structure massive.
- 33-120 cm : horizon P1. Horizon structural, peu enrichi en matière organique et présentant une structure grumeleuse à forte microporosité. Sa profondeur est variable.

3.22 Prairie permanente

Le profil cultural de la prairie permanente est schématisé sur la figure 34.

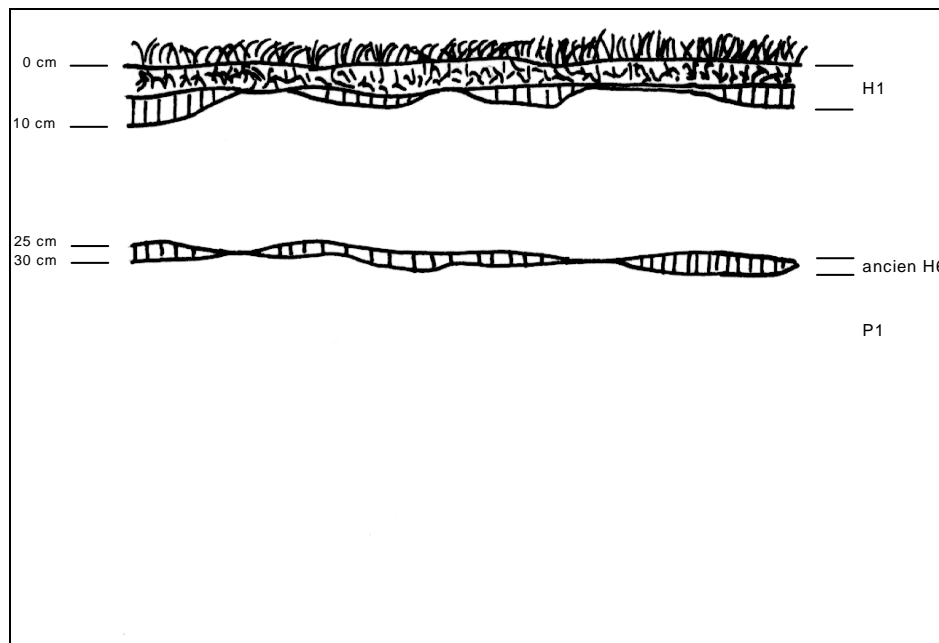


Figure 34 : Profil cultural sous la prairie permanente, Rennes

La partition verticale permet de distinguer 4 horizons :

- 0-6 cm : horizon à forte densité racinaire, définissant un mat racinaire.
- 6-10 cm : horizon H1 (semelle de piétinement). Cet horizon discontinu, présente une structure très compacte, polyédrique subanguleuse à état interne \blacktriangleright dominant. Un grand nombre de microsites hydromorphes est observé, associé à des racines nécrosées.
- 10-25 cm : horizon riche en matière organique présentant une structure grumeleuse.
- 25-30 cm : horizon où alternent des zones à structure massive et à structure grumeleuse reflétant les vestiges d'une ancienne semelle de labour.
- 30-120 cm : horizon P1 (horizon structural). Cet horizon est pauvre en matière organique. Sa structure est grumeleuse. Il repose sur l'altérite de schiste.

3.3 Standardisation de notre méthode de description de la porosité

La figure 27 situe les zones de quantification de la macroporosité en zone prairiale et en maïs (réalisée dans la position L3, sous le rang et sous l'inter-rang non tassé). De manière à standardiser notre étude de la porosité, nous avons réparti les différents horizons agro-pédologiques en 4 niveaux de quantification de la porosité :

- le niveau 1H correspond à la reprise superficielle ou à la semelle de piétinement, localisé à 5 cm de profondeur,

- le niveau 2H correspond à l'horizon de labour ou l'ancien niveau de labour, localisé à 15 cm de profondeur,
- le niveau 3H correspond à la semelle de labour ou aux vestiges de la semelle, localisé à 25 cm de profondeur,
- le niveau 4H correspond à l'horizon structural (P1), localisé à 40 cm de profondeur.

De plus, dans le cas des monocultures maïs, il nous a été possible d'étudier la porosité à la surface du sol (0H).

Les profondeurs sont données à titre indicatif, pouvant varier en fonction de l'apparition des niveaux suivant les modalités étudiées.

4. Relation entre la densité lombricienne et la densité porale

4.1 Densité lombricienne

Les densités des peuplements "efficients" extraits au formol sur les deux sites d'étude sont représentées dans le tableau 29 en fonction des modalités.

Tableau 29 : Nombre de lombriciens efficients par modalité en fonction de la zone d'étude

Parcelle	Modalité	Répétition	Quadrat (1 m ²)	Zone large (1/4 m ²)	Zone directe (1/16 m ²)
Quimper	Maïs Inter-rang	1	6	2	2
		2	8	4	2
		3	8	2	0
	Maïs Rang	1	8	3	1
		2	14	4	1
		3	4	0	0
	Prairie Temporaire	1	23	1	0
		2	24	10	1
		3	27	6	1
	Prairie permanente	1	73	20	4
		2	56	13	5
		3	59	12	1
Rennes	Maïs inter-rang	1	20	0	0
		2	22	1	1
		3	18	0	0
	Maïs rang	1	18	5	1
		2	20	2	0
		3	12	4	2
	Prairie permanente	1	65	17	2
		2	44	13	3
		3	65	21	5

4.2 Densité porale

Dans cette partie de l'étude, la porosité est caractérisée par un nombre de pores, toutes tailles et formes confondues, quantifié sur la zone directe (1/16^{ème} m²). Elle est étudiée de trois manières différentes :

1- la porosité est appréciée globalement sur l'ensemble du profil : la "porosité totale" du profil correspond à la somme du nombre de pores observés (**S**) sur les différents niveaux du profil $S = \sum_{nH} P_{nH}$

2- la porosité est appréciée sur l'ensemble du profil en intégrant l'épaisseur de chacun des niveaux : la "porosité totale" correspond à une somme pondérée (**M**)

$$M = \sum_{nH} (P_{nH} * E_{nH}) \text{ où } P_{nH} \text{ est le nombre de pores quantifiés sur le niveau } nH \text{ et } E_{nH} \text{ est l'épaisseur (cm) du niveau } nH.$$

3- la porosité est appréciée au niveau de chaque niveau.

Dans les deux premiers cas, la mise en relation de la base de données lombriciennes aux données porales permet de répondre aux questions suivantes : "L'ensemble de la porosité observée sur un profil, S, est-elle indicatrice des communautés lombriciennes présentes ?". "L'intégration de l'épaisseur des niveaux permettant de calculer M, aboutit-il à un meilleur descripteur des communautés lombriciennes présentes ?".

Dans le troisième cas, la mise en relation des deux bases de données permet de répondre à la question suivante : "Parmi les niveaux étudiés, est-il possible d'en dégager un sur lequel la quantification de la porosité permet de rendre compte des populations lombriciennes présentes ?".

La porosité est estimée à l'aide de 4 variables (tableau 30):

- Porosité quantifiée sur l'ensemble du profil : la somme (S) et la somme pondérée (M) calculées sur les 4 niveaux ($S_{1H,4H}$ codée S1, $M_{1H,4H}$ codée M1).
- En tenant compte que l'activité biologique est localisée préférentiellement dans les 30 premiers centimètres du sol, le calcul de la porosité peut être restreint aux 3 premiers niveaux ($S_{1H,3H}$ codée S2, $M_{1H,3H}$ codée M2).

Tableau 30 : Caractérisation de la porosité (sur $1/16^{ème} m^2$) observée pour chaque modalité à l'aide de 4 variables : nombre sur chaque niveau, somme sur les 4 premiers niveaux (S1), somme pondérée par l'épaisseur des 4 premiers niveaux (M1), somme sur les 3 premiers niveaux (S2), somme pondérée par l'épaisseur des 3 premiers niveaux (M2).

	Répétition	Nombre de pores par niveau				S	M1	S2	M2
		H1	H2	H3	H4	$\sum_{1H,4H}$	$MP_{1H,4H}$	$\sum_{1H,3H}$	$MP_{1H,3H}$
Quimper Prairie	1	29	21	16	10	76	797	66	627
Permanente (QPP)	2	22	35	14	9	80	817	71	637
	3	20	26	12	13	71	987	58	662
Quimper Prairie	1	11	10	15	23	59	928	36	445
Temporaire (QPT)	2	19	17	11	16	63	1035	47	555
	3	21	10	6	23	60	961	37	432
Quimper Maïs	1	31	32	19	7	89	1075	82	942
Inter-Rang (QMIR)	2	24	22	13	10	69	826	59	656
	3	31	21	11	13	76	1000	63	805
Quimper Maïs	1	24	32	20	15	91	1165	76	880
Rang (QMR)	2	34	33	16	17	100	1218	83	929
	3	21	23	15	12	71	891	59	711
Rennes Prairie	1	28	35	23	31	118	2853	89	980
Permanente (RPP)	2	36	39	20	38	133	3395	95	1115
	3	33	37	31	43	144	3707	101	1127
Rennes Maïs	1	29	36	18	34	117	3137	83	1087
Inter-Rang (RMIR)	2	29	36	17	23	105	2394	82	1014
	3	21	28	12	22	83	2068	61	748
Rennes Maïs Rang (RMR)	1	32	31	28	35	126	3311	91	1211
	2	33	53	11	28	125	2804	97	1124
	3	30	21	16	26	93	2418	67	858

4.3 Relation entre le peuplement lombricien et la macroporosité

4.31 Evolution de la macroporosité globale

La figure 35, permet de visualiser l'évolution du nombre de pores le long du profil.

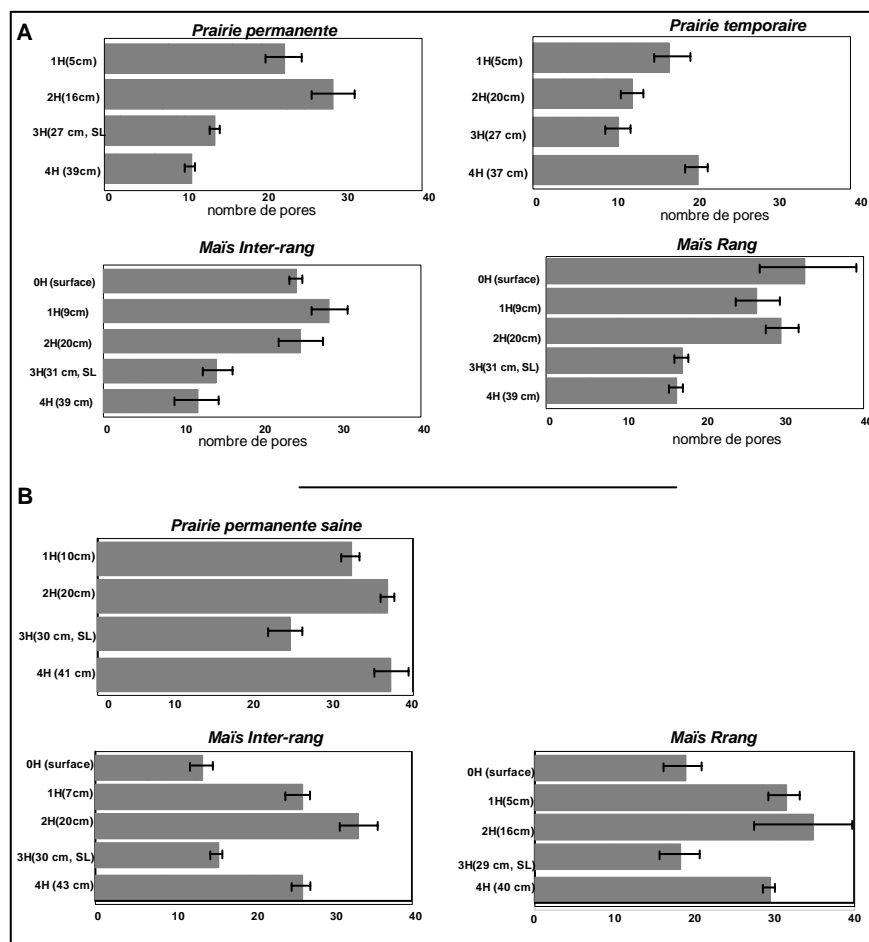


Figure 35 : Nombre moyen de pores quantifiés par niveau sur toutes les modalités. A : Quimper, B : Rennes

Dans la majorité des modalités, le nombre de pores augmente du niveau 1H vers le niveau 2H, puis il diminue dans le niveau 3H, pour rester constant ou augmenter dans le niveau 4H.

L'importance du nombre de pores en 2H peut être liée à la localisation préférentielle des endogés dans ce niveau. Si cette localisation peut expliquer en partie le spectre poral, la structure des niveaux semble aussi avoir un rôle important dans la distribution des pores : le nombre de pores est significativement plus faible dans les niveaux présentant les structures les plus massives telles que les semelles de labour (même les vestiges de la semelle de labour sur la prairie permanente) ou la semelle de piétinement observée sur la prairie permanente. L'influence de la compaction sur le nombre de pores explique notamment le maintien ou l'augmentation du nombre de pores entre le 3H et le 4H sur la plupart des modalités, ainsi que la constance du nombre de pores entre le 1H et le 2H sous prairie temporaire à Quimper. Ce résultat est en accord avec nos précédents résultats obtenus en prairie (Pérès *et al.*, 1998b) et confirme ainsi le fait que **la diminution du nombre de pores puisse caractériser une augmentation de la compaction du sol.**

4.32 Comparaison entre les prairies et le maïs

- En observant les résultats issus de **l'ensemble des modalités étudiées** (figure 36), aucune des 4 variables (S1, S2, M1 et M2) retenues pour caractériser la porosité sur l'ensemble du profil n'est associée significativement à la densité lombricienne ($p > 0.05$).

Ce résultat va à l'encontre de celui obtenu par Pérès et al. (1998b), selon lequel la densité totale de pores observée sur un profil (variables S) est corrélée positivement à la densité lombricienne. Cette différence peut s'expliquer par le fait que ces précédents travaux aient été réalisés en milieux uniquement prairiaux, alors que nous étudions ici des milieux très contrastés. De fait, d'après la distribution des points dans les différents graphes (figure 36), deux groupes se distinguent : ceux associés au maïs (entourés en pointillés sur les graphes) et ceux associés aux prairies.

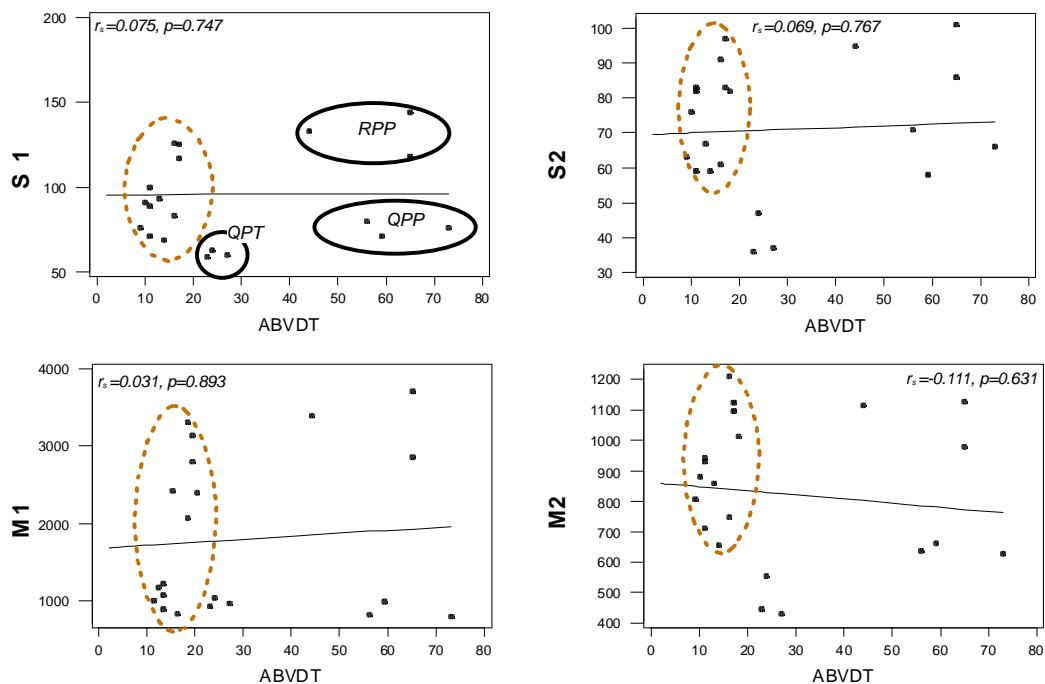


Figure 36: Diagrammes de dispersion entre le nombre total de pores quantifiés sur les niveaux agro-pédologiques de l'ensemble du profil (S1 : sur 4 niveaux, S2 : sur 3 niveaux), ou de la somme pondérée de ce nombre par l'épaisseur des niveaux (M1 : sur 4 niveaux, M2 : sur 3 niveaux) en fonction de la densité lombricienne (ABVD, nb./m²). Etude de l'ensemble des modalités. RPP : rennes prairie permanente, QPP : Quimper prairie permanente, QPT : Quimper prairie temporaire. Les zones en maïs sont entourées en pointillés.

Les droites de régression sont données à titre indicatif.

L'intérêt de ce résultat est qu'il met en évidence le fait que le nombre total de pores observés sur l'ensemble d'un profil (S1 & M1) ou sur l'horizon organo-minéral (S2 et M2) (correspondant aux trois premiers niveaux 1H, 2H et 3H), ne peut être utilisé comme caractéristique de la densité lombricienne de milieux très différents.

Les diagrammes de dispersion permettent de séparer les différents sites entre eux, et ce quelles que soient les méthodes de calcul de la porosité : à système cultural égal, le nombre de pores quantifié sur les sites rennais est toujours plus important que sur les sites quimpérois, et ce malgré des densités lombriciennes quasi équivalentes. Ce résultat suggère qu'à densité lombricienne égale, l'activité fousseuse des lombriciens sur Rennes est plus importante.

- L'étude des diagrammes de dispersion met aussi en évidence que les faibles densités lombriciennes sous maïs sont associées à des densités porales tout aussi importantes que celles générées par les fortes densités lombriciennes sous prairies.

Ce résultat suggère une activité lombricienne plus importante en maïs qu'en prairie. Cette différence d'activité pourrait être liée i) aux espèces présentes, ii) à une modification comportementale des espèces due à des contraintes environnementales plus importantes sous maïs, iii) à une compétition inter et intra spécifique plus importante liée la forte densité lombricienne en prairie, ce qui limiterait l'activité individuelle.

Ces hypothèses seront testées ultérieurement dans ce chapitre, lors de la mise en relation de la porosité avec les espèces lombriciennes.

Compte tenu de ces premiers résultats, nous avons choisi de traiter les deux modes de cultures séparément

4.33 Macroporosité appréciée sur l'ensemble du profil

4.331 Les prairies

Les diagrammes de dispersion entre le nombre total de pores et les densités lombriciennes sont reportées dans la figure 37.

Dans le cas de l'observation des lombriciens sur 1 m², la somme de la porosité quantifiée sur les quatre ou les trois premiers niveaux de sol (S1 & S2) est corrélée positivement à cette densité lombricienne.

Cependant, aux regards de la distribution des points en fonction des modalités, la significativité de cette relation apparaît être liée aux positions "extrêmes" entre la prairie temporaire QPT et les prairies permanentes. Ce résultat devra donc être interprété en tenant compte de cette remarque.

L'hypothèse selon laquelle ceci puisse être lié à des populations lombriciennes différentes selon les sites, sera testée plus loin dans ce chapitre.

Toutefois, la relation entre le nombre de pores et le nombre de lombriciens extraits sur la zone large (1/4 m²) est aussi significative, que la porosité soit sommée sur les quatre ou sur les trois niveaux (**S1**, $p=0.002$; **S2**, $p=0.002$), ou qu'elle soit pondérée par l'épaisseur des trois premiers niveaux (**M2**, $p=0.017$). Par contre, la relation entre le nombre de pores et le nombre de lombriciens extraits sur la zone directe n'est significative qu'avec la porosité sommée sur les 4 ou les 3 premiers niveaux (**S1**, **S2**, $p=0.006$).

Ces résultats nous montrent donc qu'en prairie, le nombre de pores quantifiés sur 1/16 m², avec 3 ou 4 niveaux, peut être en relation avec le nombre de lombriciens extraits soit sur le même bloc (1/16 m²), soit sur la zone large circumvoisine (1/4 m²), soit sur le quadrat dans sa globalité (1 m²).

Le nombre de pores sommé sur les trois ou les quatre niveaux est donc un indicateur du nombre de lombriciens. A la différence, les variables de porosité pondérée par l'épaisseur des niveaux ne sont pas systématiquement indicatrices du nombre de lombriciens.

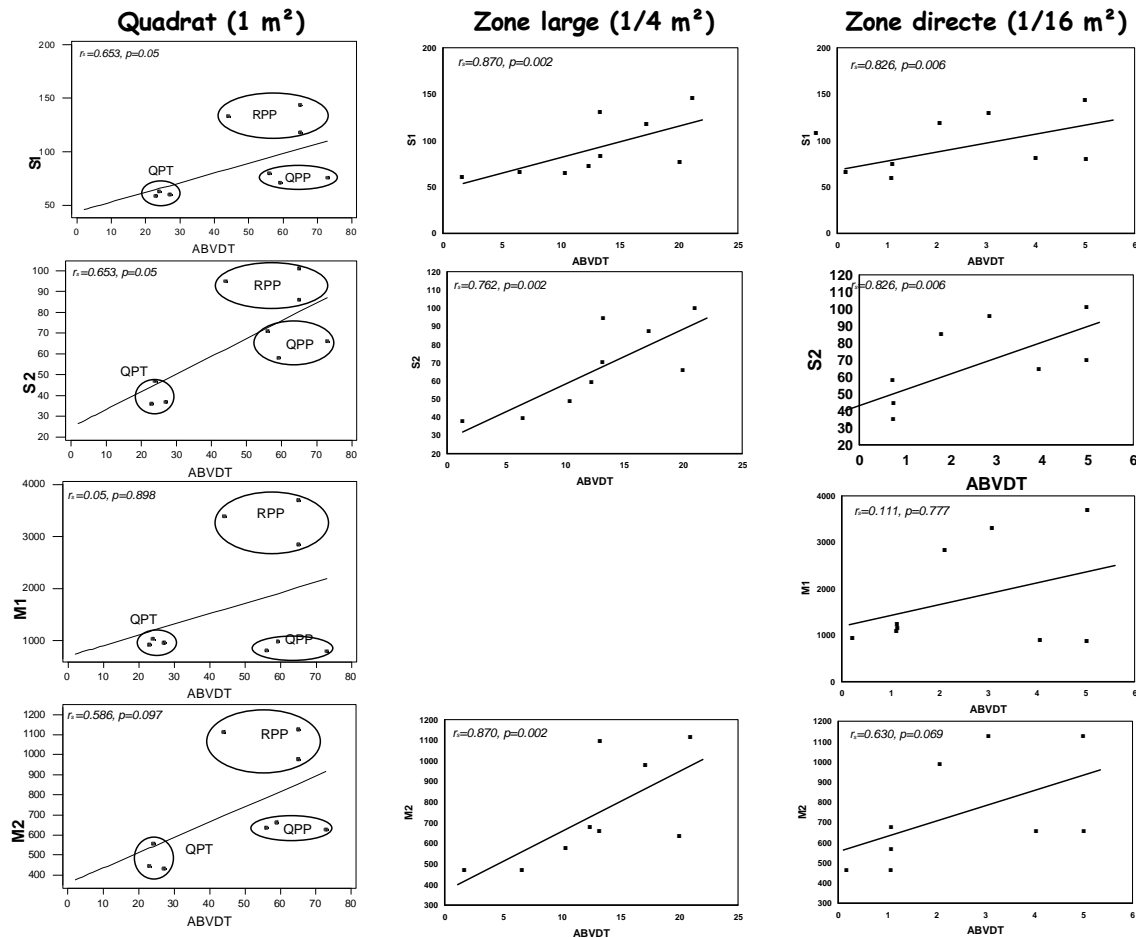


Figure 37 : Diagramme de dispersion, sur les prairies, du nombre total de pores quantifiés sur les niveaux agro-pédologiques de l'ensemble du profil (S1 : sur 4 niveaux, S2 : sur 3 niveaux), ou de la somme pondérée par l'épaisseur des niveaux (M1 : sur 4 niveaux, M2 : sur 3 niveaux) en fonction de la densité lombricienne (ABVD, à gauche sur 1 m², au centre sur ¼ m² et à droite sur 1/16 m²). RPP : Rennes prairie permanente, QPP : Quimper prairie permanente, QPT : Quimper prairie temporaire. Les droites de régression sont donnée à titre indicatif.

4.332 Les monocultures maïs

En ce qui concerne la relation observée **en maïs**, la relation entre densité lombricienne sur le quadrat d'1 m² et densité porale est significative lorsque la porosité est sommée sur les 4 niveaux (**S1**, $p=0.05$), et lorsqu'elle est pondérée par l'épaisseur des niveaux (**M1**, $p=0.02$). Compte tenu de ces résultats obtenus sur 1 m², seuls les diagrammes de corrélation avec les variables S1 et M1 sont représentés au centre et à droite de la figure 38.

Contrairement au résultat observé sur 1m², notre étude n'a pas pu mettre en évidence une relation significative ($p>0.05$) entre le nombre de lombriciens extraits sur **la zone large** ou sur **la zone directe** et le nombre de pores quantifié selon S1 ou M1 (ni selon S2 et M2).

Ainsi, sous maïs, la porosité quantifiée sur les quatre niveaux de sol (S1), pondérée ou non par l'épaisseur des niveaux (M1) est corrélée positivement à la densité lombricienne, uniquement quand celle-ci est mesurée sur l'ensemble du quadrat.

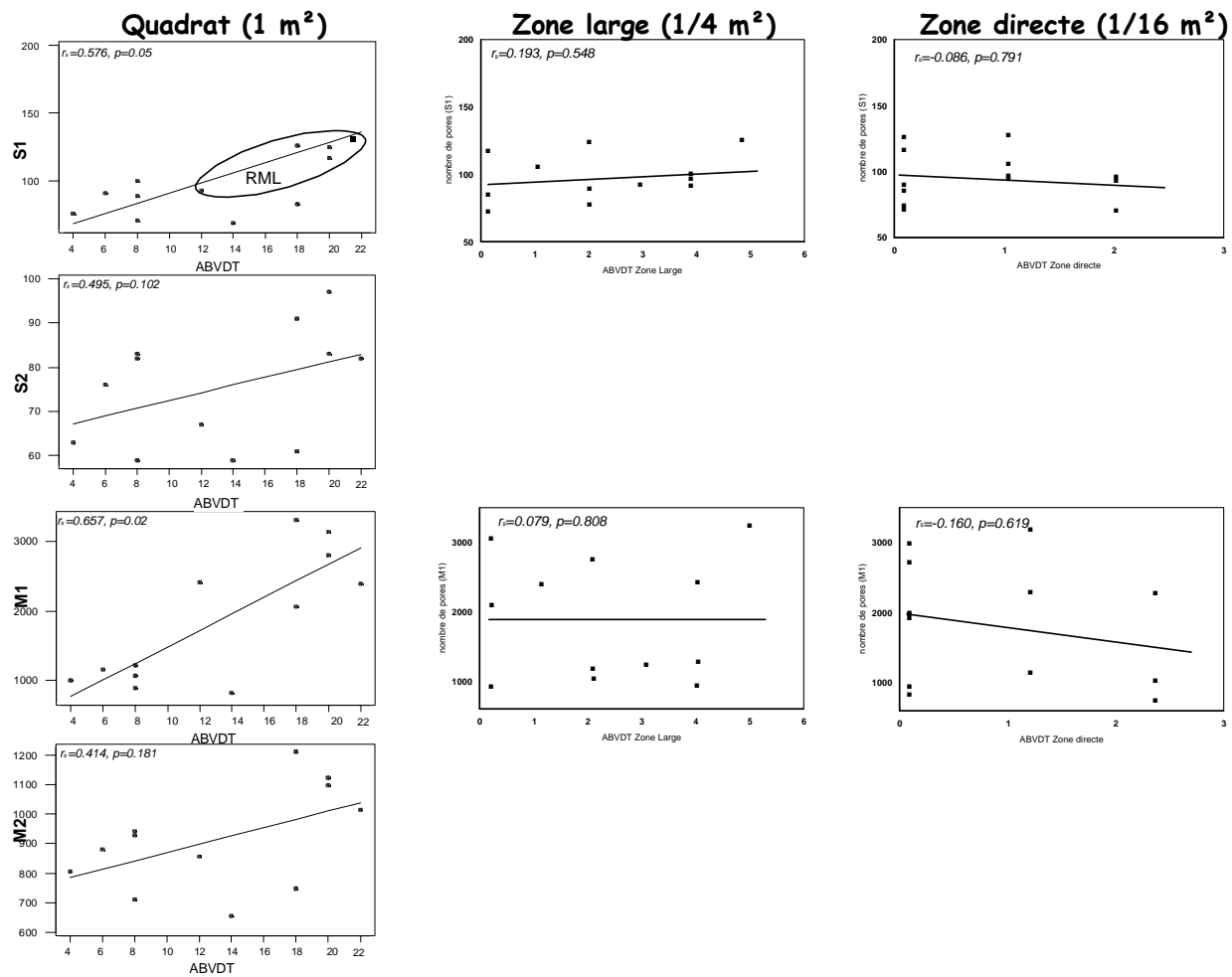


Figure 38 : Diagramme de dispersion, sur les monocultures maïs, du nombre total de pores quantifiés sur les niveaux agro-pédologiques de l'ensemble du profil (S1 : sur 4 niveaux, S2 : sur 3 niveaux), ou de la somme pondérée par l'épaisseur des niveaux (M1 : sur 4 niveaux, M2 : sur 3 niveaux) en fonction de la densité lombricienne (ABVDT, à gauche sur 1 m², au centre sur 1/4 m² et à droite sur 1/16 m²). RML : Rennes maïs. Les droites de régression sont données à titre indicatif.

4.34 Macroporosité appréciée par niveau

4.341 Les prairies

En ce qui concerne l'interaction observée **en prairie**, la relation entre le nombre de pores et la densité lombricienne pour chaque niveau d'étude (H1 ... H4) est représentée sur la figure 39.

Seule l'observation du niveau **1H** permet de mettre en évidence une relation entre le nombre de pores et la densité lombricienne.

Nos travaux antérieurs (Pères *et al.*, 1998b) réalisés en système prairial ont permis de définir deux niveaux sur lesquels le nombre de pores est corrélé à la densité lombricienne : 1H correspond à la semelle de piétinement et 3H à la semelle de labour, niveaux qui présentaient l'un et l'autre une structure massive. L'absence de significativité pour le niveau 3H (semelle de labour ou vestige de la semelle), peut s'expliquer, dans le cas de notre étude, par la variabilité structurale de ce niveau ; en

effet, ce niveau peut présenter une structure très massive dans le cas de la prairie temporaire, ou une structure discontinue dans le cas des prairies permanentes (vestige de semelle). Cette variabilité structurale peut engendrer une variabilité comportementale des lombriciens et être ainsi à l'origine de l'absence de relation porosité/densité lombricienne.

➔ L'hétérogénéité structurale de la semelle de labour observée en prairie limite l'utilisation de ce niveau comme indicateur de la densité lombricienne, à travers le dénombrement des macropores lombriciens.

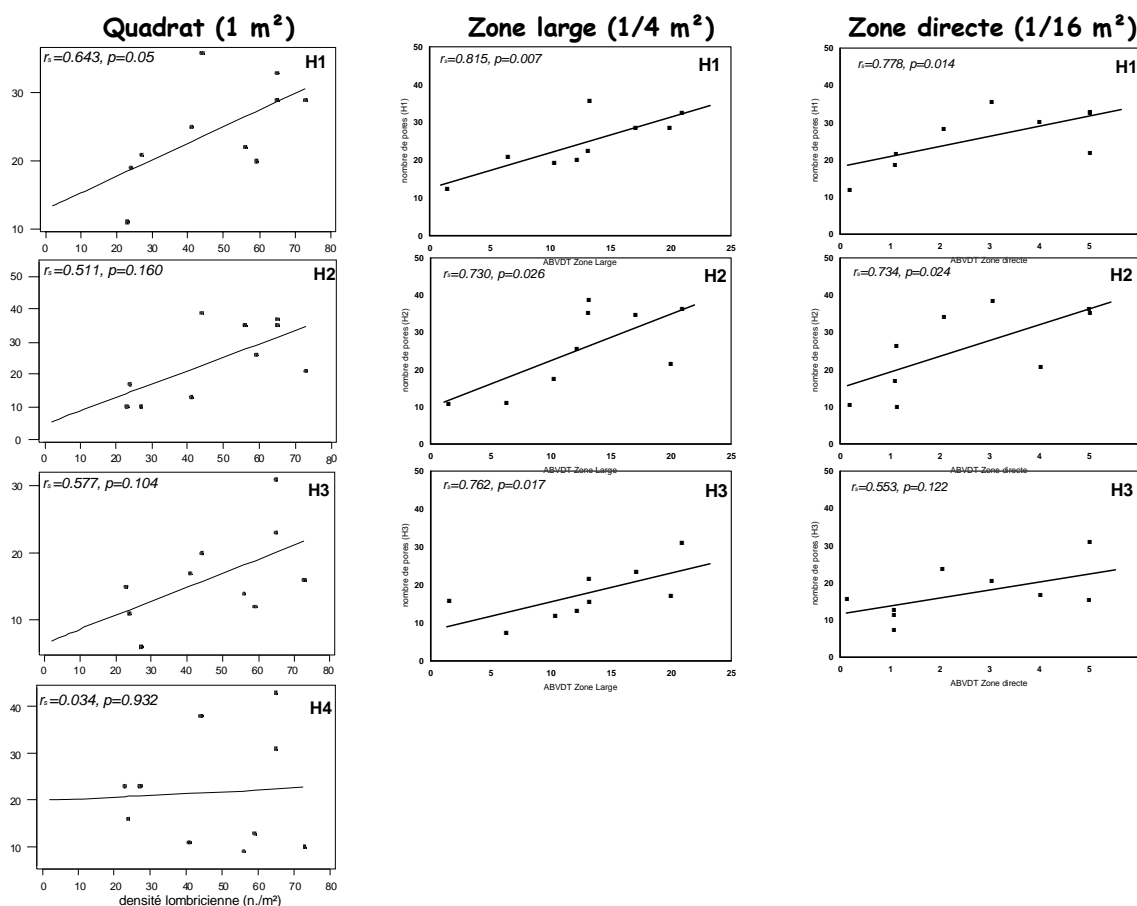


Figure 39 : Diagramme de dispersion, sur les prairies, du nombre total de pores quantifiés sur chaque niveau (1H, 2H, 3H, 4H) en fonction de la densité lombricienne (ABVD, à gauche sur 1 m², au centre sur 1/4 m² et à droite sur 1/16 m²). Les droites de régression sont données à titre indicatif.

En prenant en compte seulement les lombriciens de la zone large (1/4 m²), les niveaux 1H, 2H et 3H présentent un nombre de pores pouvant être relié de manière significative au nombre de lombriciens présents. En prenant en compte seulement les lombriciens de la zone directe (1/16 m²), le nombre de pores quantifié sur les niveaux 1H et 2H peut être relié significativement au nombre de lombriciens présents ($p=0.014$ et $p=0.024$).

➔ Notre présente étude confirme donc la qualité de l'information acquise sur le niveau 1H lors de la quantification de la porosité, et ceci, malgré le fait que ce niveau soit plus ou moins tassé suivant la gestion de la prairie.

En ce qui concerne le niveau 2H, la quantification de la porosité n'est associable qu'au peuplement lombricien apprécié directement dans ou à proximité de la zone d'étude de la porosité (zones directe et large).

4.342 Les monocultures maïs

En ce qui concerne la porosité observée sur la **monoculture-maïs**, la relation entre le nombre de pores et la densité lombricienne pour chaque niveau d'étude (0H ... 4H) sont représentés dans la figure 40.

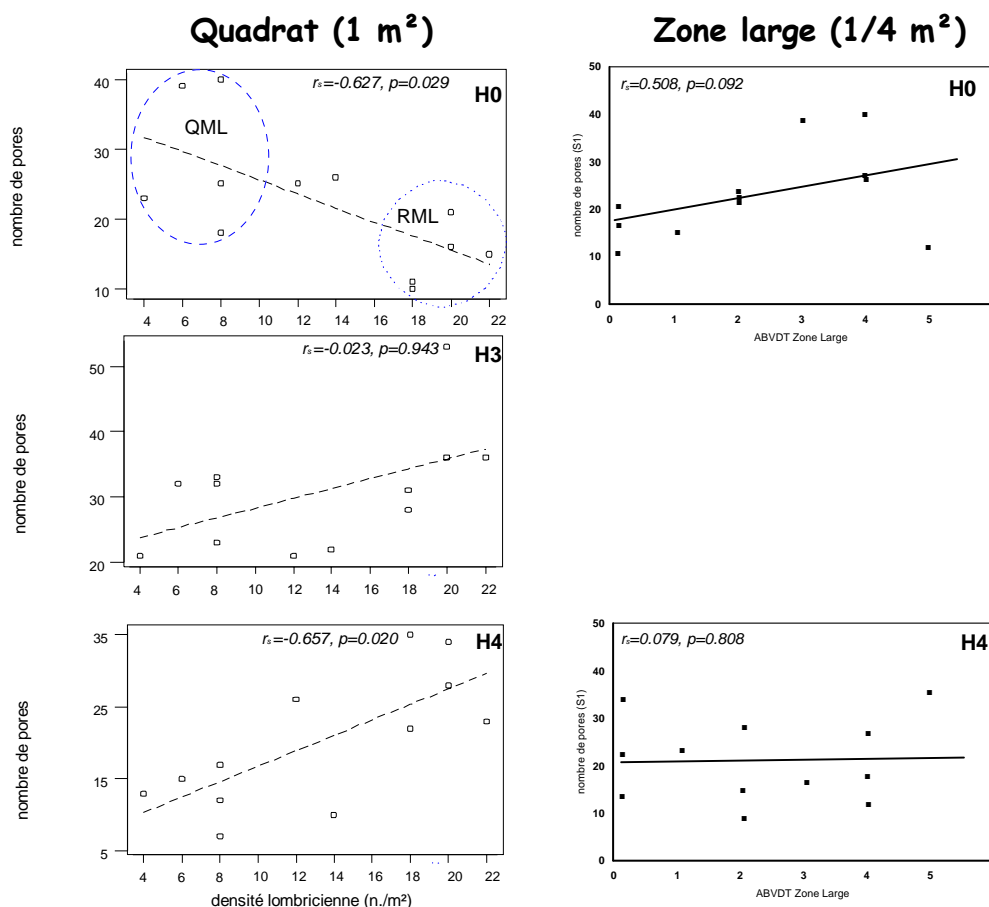


Figure 40 : Diagramme de dispersion, sur les monocultures maïs, du nombre total de pores quantifiés sur chaque niveau (1H, 2H, 3H, 4H) en fonction de la densité lombricienne (ABVD, à gauche sur 1 m² et à droite sur 1/4 m²). QML : Quimper maïs, RML : Rennes maïs - Les droites de régression sont données à titre indicatif.

Seuls les niveaux **0H** et **4H** présentent un nombre de pores corrélés significativement à la densité lombricienne (respectivement, $p=0.025$ et $p=0.02$). Toutefois, dans le cas de 0H, la relation est négative entre le nombre de pores et la densité lombricienne, les densités les plus importantes associées au nombre de pores les plus faibles étant observées sur le site de Rennes. Ce résultat suggère deux interprétations possibles :

- 1) les espèces lombriciennes présentes sur Rennes creusent des galeries qui sont peu connectées à la surface du sol.
- 2) les individus présents sur le site de Quimper créent des réseaux de galeries ramifiés dans les premiers centimètres du sol, ce qui permet un nombre de pores plus important sur le 0H. Cette hypothèse sera testée dans le chapitre suivant lors de l'étude du réseau de galerie en 3D (chapitre 4).

Lorsque cette étude porte uniquement sur les lombriciens extraits soit sur la zone large, soit sur la zone directe, **aucune relation** significative n'a pu être mise en évidence ($p > 0.05$) entre le nombre de pores quantifié sur un niveau en particulier (H0, H1, H2, H3, H4) et le nombre de lombriciens extraits.

5. Relation entre les caractéristiques des peuplements et celles de la macroporosité

Dans le paragraphe précédent, nous avons étudié la relation pouvant exister entre le peuplement lombricien efficient et la macroporosité observée au terrain, lorsque ces deux variables sont étudiées d'une manière globale (densité lombricienne, densité porale).

L'objectif de cette partie est maintenant d'apprécier la relation entre ces deux variables lorsqu'elles sont caractérisées plus précisément :

- le peuplement lombricien efficient est caractérisé par les catégories écologiques (anéciques et endogés) ou par les espèces, auxquelles sont associés les stades de développement (juvéniles et adultes),
- la macroporosité est caractérisée par la taille et la forme des pores.

Tout comme dans le paragraphe précédent, nous étudierons la relation entre le peuplement lombricien et la macroporosité en tenant compte des espèces extraites sur l'ensemble du m², sur la zone large (1/4 m²) et sur la zone directe (1/16^{ème} m²).

5.1 Données Biologiques

Les tableaux 31, 32, 33 donnent les abondances moyennes des différentes espèces lombriciennes efficientes récoltées sur 1 m², ¼ et 1/16^{ème}.

Tableau 31 : Abondance moyenne des différentes espèces lombriciennes efficientes récoltées sur 1 m², suivant leur stade de développement (AD: adulte, JV: juvénile) et en fonction des modalités (Prairie P : permanente, Prairie T: temporaire, Maïs R : maïs rang, Maïs IR : maïs inter rang)

	Espèces	Stade	Quimper				Rennes		
			Prairie P.	Prairie T.	Maïs R	Maïs IR	Prairie P.	Maïs R	Maïs IR
Endogés	<i>A. c caliginosa</i>	AD	7.67	0.33	1.33	3.00	6.33	0.33	1.33
		JV	-	-	0.33	-	2.33	-	-
	<i>A. c. f. trapezoides</i>	AD	9.00	3.33	1.33	0.67	-	-	-
	<i>A. chlorotica albanica</i>	AD	-	0.33	-	-	-	-	-
	<i>A. chlorotica typica</i>	AD	0.33	-	-	-	-	-	-
	<i>A. icterica</i>	AD	-	-	-	-	8.67	0.33	0.33
		JV	1	-	0.33	-	5.67	-	-
	<i>A. r. rosea</i>	AD	0.33	-	-	-	-	-	-
	<i>O. cyaneum</i>	AD	-	0.67	-	-	0.33	0.33	-
		JV	-	0.33	-	-	0.33	-	-
Epi anéciques	<i>L. r. rubellus</i>	AD	1.33	4.67	-	-	-	0.67	0.33
		JV	1.33	-	-	-	-	-	0.67
	<i>L. friendi</i>	AD	12.67	8.33	-	-	-	-	-
		JV	21.00	3.33	0.67	-	-	-	-
	<i>L. terrestris</i>	AD	-	-	-	-	6.00	1.00	1.33
		JV	-	-	-	-	6.00	3.33	4.33
Anéciques	<i>A. giardi</i>	AD	-	-	-	-	3.33	0.67	0.67
		JV	-	-	-	-	15.67	1.67	1.00
	<i>A. longa</i>	AD	4.33	2.00	-	-	0.67	-	-
		JV	0.67	1.00	-	-	2.67	-	-
	<i>A. nocturna</i>	AD	2.33	0.33	-	-	-	-	-
		JV	0.67	-	-	-	-	-	-

Tableau 32 : Abondance des différentes espèces lombriciennes efficientes récoltées sur la zone large (1/4 m²), suivant leur stade de développement (AD: adulte, JV: juvénile) et en fonction des modalités (Prairie P : permanente, Prairie T: temporaire, Maïs R : maïs rang, Maïs IR : maïs inter rang)

			Quimper				Rennes		
	Espèces	Stade	Prairie P.	Prairie T.	Maïs R	Maïs IR	Prairie P.	Maïs R	Maïs IR
Endogés	A. c caliginosa	AD	1.00	-	0.33	1.67	2.33	0.33	-
		JV	-	-	-	-	0.33	-	-
	A. c. f. trapezoides	AD	3.00	-	0.67	1	-	-	-
	A. chlorotica albanica	AD	-	0.33	-	-	-	-	-
	A. chlorotica typica	AD	-	-	0.67	-	-	-	-
	A. icterica	AD	-	-	-	-	2.67	-	-
		JV	0.33	-	-	-	1.67	-	-
	A. r. rosea	AD	-	-	-	-	-	-	-
	O. cyaneum	AD	-	-	-	-	-	0.33	-
		JV	-	-	-	-	0.33	-	-
Epi anéciques	L. r. rubellus	AD	1.00	2.00	-	-	-	-	-
		JV	-	-	-	-	-	-	-
	L. friendi	AD	3.00	2.00	-	-	-	-	-
		JV	3.67	1.33	0.67	-	-	-	-
	L. terrestris	AD	-	-	-	-	0.67	0.67	-
		JV	-	-	-	-	2.00	1.67	0.33
Anéciques	A. giardi	AD	-	-	-	-	1.00	0.00	-
		JV	-	-	-	-	4.33	0.67	-
	A. longa	AD	1.00	-	-	-	1.67	-	-
		JV	0.67	-	-	-	-	-	-
	A. nocturna	AD	1.00	-	-	-	-	-	-
		JV	0.33	-	-	-	-	-	-

Tableau 33 : Abondance des différentes espèces lombriciennes efficientes récoltées sur la zone directe (1/16^{ème} m²), suivant leur stade de développement (AD: adulte, JV: juvénile) et en fonction des modalités (Prairie P : permanente, Prairie T: temporaire, Maïs R : maïs rang, Maïs IR : maïs inter rang)

			Quimper				Rennes		
	Espèces	Stade	Prairie P.	Prairie T.	Maïs R	Maïs IR	Prairie P.	Maïs R	Maïs IR
Endogés	A. c caliginosa	AD	0.33	-	-	0.67	0.67	-	-
	A. c. f. trapezoides	AD	0.33	-	0.67	0.66	-	-	-
	A. chlorotica albanica	AD	-	0.33	-	-	-	-	-
	A. icterica	AD	-	-	-	-	0.33	-	-
	L. r. rubellus	AD	-	0.33	-	-	-	-	-
Epi anéciques	L. friendi	AD	1.33	0.33	-	-	-	-	-
		JV	0.67	-	-	-	-	-	-
	L. terrestris	AD	-	-	-	-	0.33	0.33	-
		JV	-	-	-	-	1.00	0.33	0.33
	A. giardi	AD	-	-	-	-	0.33	-	-
Anéciques	A. giardi	JV	-	-	-	-	0.33	0.33	-
		AD	0.33	-	-	-	0.33	-	-

5.2 Données physiques

La figure 41, nous permet de visualiser l'évolution du nombre de pores par niveau et de leurs caractéristiques le long du profil (les données sont reportées en annexe 6)

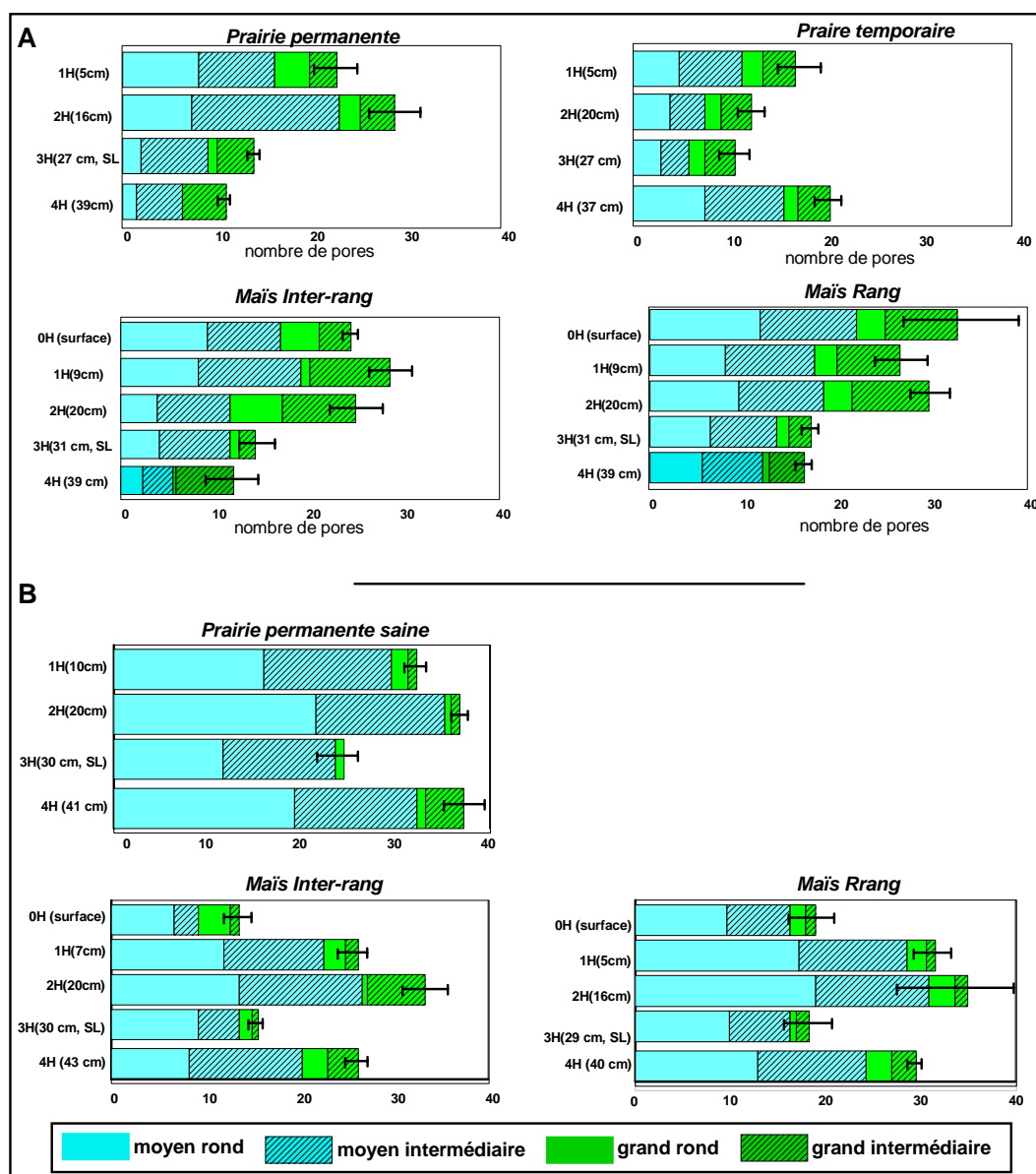


Figure 41 : Nombre moyen de pores quantifiés par niveaux sur les modalités. A : Quimper , B : Rennes

D'une manière générale la modification du nombre de pores est essentiellement imputable aux pores de taille moyenne, la variation du nombre de grands pores étant bien moindre sur l'ensemble du profil. **Ce résultat suggère que les lombriciens générant les grands pores sont moins sensibles aux contraintes de compaction du sol.**

5.3 Intégration des données biologiques et physiques

5.31 Variabilité inter modalité

A) Le paragraphe précédent (§ 4) nous a permis de mettre en évidence que quel que soit le site d'étude, une faible densité lombricienne extraite sous **maïs** génère un nombre de pores tout aussi important qu'une forte densité lombricienne extraite sous **prairie permanente** (figure 47). Trois hypothèses ont été émises pour l'expliquer :

- a1)** les peuplements lombriciens diffèrent entre les deux systèmes culturels,
- a2)** le comportement individuel est modifié par les contraintes environnementales,
- a3)** en prairie la forte densité lombricienne est associée à une compétition inter et intra spécifique qui limite l'activité individuelle.

a1) En ce qui concerne la structure spécifique des peuplements, les travaux de recherche sur l'activité fouisseuse des lombriciens ont mis en évidence des activités très variables liées aux catégories écologiques (Bouché, 1972 ; Lee & Foster, 1991 ; Jégou, 1998 ; Bastardie, 2002) et des activités spécifiques au sein des catégories écologiques (Kretzschmar, 1989 ; Joschko, 1989 ; Jégou, 1998). Cependant, dans le cadre de notre étude, la forte densité porale ne peut être imputée à des différences de structure spécifique, car quel que soit le site d'étude, toutes les espèces observées sous le maïs sont aussi présentes sous la prairie, quelle que soit la surface échantillonnée, 1 m² (tableau 31), ¼ (tableau 32) ou un 1/16^{ème} de m² (tableau 33). De plus, la densité de ces espèces est systématiquement moins importante sous le maïs comparé à la prairie.

a2) L'hypothèse d'une modification de comportement lié aux contraintes environnementales est par contre tout à fait envisageable. Les modifications comportementales peuvent avoir plusieurs origines et notamment le pH, la teneur en calcaire, la matière organique (Jeanson, 1968). Dans le cadre de notre étude, la faible réserve trophique sous maïs pourrait constituer la contrainte trophique modifiant le comportement. Les travaux de Jeanson (1968), réalisés en situations contrôlées (microcosmes) mettent en évidence que les lombriciens présents dans un milieu faiblement pourvu en matière organique **augmentent leur activité fouisseuse dans leur quête de nourriture** ; des résultats similaires ont été obtenus par Martin (1982).

a3) En ce qui concerne la compétition intra et inter spécifique, Lightart (1996) après réintroduction de lombriciens dans des polders met en évidence dans un premier temps l'augmentation croissante du nombre de galeries liée à l'augmentation de la densité lombricienne, puis la diminution du nombre de galerie liée à une forte densité lombricienne. Cet auteur explique cette évolution par une diminution de l'espace disponible pour chacun des individus et donc une augmentation de la compétition inter individuelle, combinée à des mécanismes de destruction des galeries plus importants que les mécanismes de construction lorsque la densité lombricienne devient importante. Dans le cadre de notre étude, **les fortes densités lombriciennes observées sous prairie pourraient donc s'accompagner d'une diminution du nombre individuel de galeries**.

B) Sur le site de Quimper, la **prairie temporaire** présente dans l'horizon organo-minéral une densité porale plus faible que celle observée sous **le maïs** et sous la **prairie permanente**. Ce résultat s'explique par le fait que (i) comparé au maïs, la ressource trophique sur la prairie temporaire ne soit pas un facteur limitant, qui ne génère donc pas une activité fouisseuse importante

liée à la recherche de nourriture, (ii) à ressource trophique identique, la densité lombricienne effective est significativement plus faible sur la prairie temporaire que sur la prairie permanente que l'on tienne compte du peuplement extrait sur 1 m², sur ¼ ou sur 1/16^{ème} (rappelons que sur la prairie temporaire, le peuplement est composé pour 50% d'espèces épigées, qui n'ont pas été retenues dans le peuplement efficient).

C) En comparant la porosité **sous le rang et sous l'inter-rang du maïs**, le nombre de pores sous le rang est sensiblement plus important que sous l'inter-rang, ce résultat étant d'autant plus vrai sur le site de Rennes. Cette différence peut être liée à la densité lombricienne qui extraite sur ¼ de m² ou 1/16^{ème} est plus importante sous le rang. Cependant de nouvelles expérimentations seraient nécessaires pour confirmer ce résultat.

5.32 Variabilité inter site

A) D'une manière générale, pour le même système de culture, le nombre de pores observés sur le site de Rennes est plus important que celui observé celui de Quimper. Ceci peut être lié à deux hypothèses :

- a1)** le nombre de lombriciens pour un système donné est plus important sur Rennes,
- a2)** les peuplements lombriciens sur le site de Rennes, pour un système donné, sont composés d'espèces ayant une activité fousseuse plus importante.

a1) En ce qui concerne la densité lombricienne, il n'existe aucune différence significative entre les deux sites. La différence de densité porale n'est donc pas liée à la densité lombricienne. Cependant, cette affirmation pourrait être discutée, car dans la caractérisation de notre peuplement lombricien efficient, nous n'avons intégré que les données issues de l'extraction au formol. Bien que ce choix soit justifié par la petite taille de la majorité des individus récoltés par tri manuel et qui de ce fait n'appartiennent pas au peuplement effectif, il serait intéressant, après avoir mis au point un correctif qui nous convienne, de tester une nouvelle fois cette hypothèse.

a2) En ce qui concerne les espèces présentes sur les deux sites, sur les prairies permanentes, on note que la communauté anécique qui domine le peuplement efficient des deux sites est composée majoritairement d'épi-anéciques sur le site de Quimper (*L. r. rubellus* et *L. friendi*), alors que les anéciques stricts sont majoritaires sur le site de Rennes (*A. giardi* et *A. longa*). La différence de densité porale pourrait s'expliquer en partie par cette différence de structure spécifique, confirmant les travaux réalisés en microcosmes par Jégou (1998) et qui mettent en évidence le fait qu'*A. giardi* crée un réseau de galeries nettement plus important que celui de *L. terrestris*. En ce qui concerne la communauté endogée, plus importante sur Rennes que sur Quimper, une seule espèce n'est observée que sur Rennes : *A. icterica*. Les caractéristiques de la porosité générée par cette espèce sont rares dans la bibliographie et ne nous permettent pas de confirmer le rôle joué par cette espèce dans la différence de densité porale.

Sous les monocultures maïs, les compositions spécifiques efficientes sont très éloignées entre Quimper et Rennes : alors qu'elles sont composées de manière quasi exclusive par des espèces endogées sur Quimper, elles sont dominées par des espèces anéciques sur Rennes

(majoritairement des épi-anéciques). Partant du fait que les épi-anéciques tels que *L. terrestris* créent des réseaux de galeries peu denses (Joschko *et al.*, 1989 ; Jégou, 1998 ; Shipitalo & Butt, 1999), compte tenu du nombre important de pores sous le maïs rennais, ce résultat suggère une sensibilité des épi-anéciques plus importante que celle des endogés vis-à-vis de faible richesse trophique du milieu (modification importante leur comportement fouisseur).

B) En ce qui concerne la morphologie porale, d'une manière générale la porosité des deux sites, quelle que soit la modalité étudiée, est composée majoritairement de pores de taille moyenne ($2\text{mm} < \text{diamètre équivalent} < 5\text{ mm}$). Compte tenu des caractéristiques morphologiques des lombriciens présents ce résultat s'explique par le fait que cette classe de pore représentent la somme des activités des individus de diamètre moyen composant le peuplement, à savoir l'ensemble des endogés adultes et juvéniles et des anéciques juvéniles, trois "classes" de lombriciens qui composent majoritairement les peuplements quelle que soit la modalité étudiée et quelle que soit la surface d'extraction des lombriciens (tableau 30, 31, 32).

Au sein de cette classe de taille, les pores sur le site de Quimper sont majoritairement de forme intermédiaire, alors que sur Rennes ils sont majoritairement de forme ronde. Selon Pérès *et al.* (1998b) la forme intermédiaire peut avoir plusieurs origines : (i) elle est la résultant d'une activité ancienne et correspond donc à une ancienne galerie qui n'est plus entretenue, dont la forme de la paroi s'altère, (ii) elle correspond à l'activité récente d'endogés qui rebouchant en partie leur galerie par leurs déjections, modifient la forme du pore. De par cette origine double, il n'est pas aisé de distinguer la part liée à l'activité propre à une espèce. Cette distinction est d'autant plus difficile lorsque l'on se trouve dans un milieu ayant un passif important comme dans la prairie. En étudiant la porosité observée sous maïs, l'hypothèse peut être émise que les galeries observées sont récentes, ce qui limite la part de pores "anciens". Compte tenu de cette hypothèse, l'importance des pores moyens de forme intermédiaire sur le site de Quimper, peut être reliée avec la forte densité d'endogés qui composent le peuplement sous maïs, ce qui confirme l'association entre "forme intermédiaire" et "activité des endogés" donnée par Pérès *et al.* (1998b). Sur le site de Rennes, l'importance des juvéniles anéciques pourrait être associée à la formation de pores de taille moyenne et de forme ronde, et ce d'autant que la communauté anécique est composée de *L. terrestris* qui utilise son réseau régulièrement, entretenant ainsi la forme de la paroi. Ce dernier résultat confirme aussi l'association entre "forme ronde" et "activité des anéciques" donnée par Pérès *et al.* (1998b).

En ce qui concerne, les pores de grande taille ($> 5\text{mm}$ de diamètre équivalent), ils sont quantifiés en nombre plus important sur le site de Quimper que sur le site de Rennes, et ceci quelle que soit la modalité. En prairie, ce résultat pourrait s'expliquer par le nombre plus important d'anéciques adultes échantillonnés sur 1 m^2 et sur $\frac{1}{4}\text{ m}^2$ sur Quimper que sur Rennes. Par contre sous maïs sur Quimper, les anéciques pouvant créer une telle porosité sont absents. Ce dernier résultat peut avoir plusieurs explications :

- les galeries sont abandonnées ; la forme intermédiaire de la majorité des grandes galeries va dans ce sens
- les lombriciens ayant généré ces galeries n'ont pas été échantillonnés.

En maïs, compte tenu de la difficulté d'observation surtout sur une texture sablo-argileuse comme celle de Quimper, nous pouvons aussi envisager le fait que le nombre de pores de grande taille ait été surestimé.

6. Discussion

Les objectifs de cette étude étaient triple :

- apprécier dans quelle mesure le nombre de pores quantifié sur les niveaux agro-pédologiques d'un profil pouvait être indicateur de l'état microbiologique du sol.
- parmi l'ensemble des niveaux étudiés, identifier un niveau agro-pédologique qui soit indicateur de l'état microbiologique.
- établir un lien entre les caractéristiques du peuplement lombricien (catégories écologiques, stade de développement) et les caractéristiques de la porosité (taille et forme des pores).

A) Ce travail a permis de mettre en évidence que le nombre total de pores estimé sur un profil et apprécié soit par la somme des pores observés par niveau, soit par la somme pondérée par l'épaisseur de chacun des niveaux, peut dans certaines situations être en lien avec le nombre de lombriciens extrait sur 1 m². **De ce fait, le nombre de pores peut être considéré comme un indicateur de la densité lombricienne.**

Cependant, cet indicateur est largement tributaire des systèmes de culture : une faible densité lombricienne sous maïs peut générer un nombre de pores tout aussi important qu'une forte densité lombricienne sous prairie. C'est pourquoi, aucune densité porale totale, quelle que soit la manière de l'apprécier, ne peut être indicatrice de la densité lombricienne tout milieu confondu ; une valeur spécifique à chaque système de culture doit être donnée.

En prairie, la somme du nombre de pores quantifiés sur les trois ou quatre niveaux apparaît être indicatrice de la densité lombricienne extraite sur 1 m², sur 1/16^{ème} et sur ¼. Ce résultat démontre la robustesse de l'outil lors du changement d'échelle dans un milieu peu perturbé tel que la prairie.

Au contraire, en **monoculture maïs**, le nombre des pores quantifiés sur l'ensemble du profil (sommé ou pondéré par l'épaisseur des niveaux) ne peut être mis en lien qu'avec la densité lombricienne extraite sur 1 m². Il n'existe pas de lien entre le nombre de pores quantifié sur 1/16^{ème} de m² et la densité lombricienne extraite sur cette même zone ou sur une zone plus large (1/4 m²). La quantification de la porosité comme outil d'appréhension de la densité lombricienne présente donc des limites dès lors que le milieu étudié présente une faible densité lombricienne.

Dans le but d'améliorer l'outil, il serait intéressant d'étudier l'évolution du nombre de pores lors d'une augmentation de la surface échantillonnée, plus en adéquation avec la faible densité lombricienne.

Cette dernière situation met clairement en évidence le fait que la macroporosité quantifiée est indicatrice d'une activité biologique et non d'un état biologique. De ce fait, si dans certains contextes comme en prairie le nombre de pores est directement en lien avec le nombre d'individus, dans d'autres cas, comme en maïs, ce lien est biaisé.

Ce résultat présente l'intérêt de nuancer une idée commune qui est "plus on a de lombriciens et plus on aura de pores".

La mise en relation des caractéristiques de la porosité (taille, forme) et des caractéristiques du peuplement lombricien (catégories écologiques, espèces couplées au stade de développement : juvéniles, adultes) a permis de préciser ce résultat. La différence d'activité biologique entre les deux systèmes de culture (prairie vs maïs), n'est pas imputable à des espèces différentes, mais serait à

mettre en relation avec des modifications du comportement. Ces modifications éthologiques pourraient être attribuées à la combinaison de deux facteurs limitants :

- la faible ressource trophique en maïs augmente l'activité fousseuse des lombriciens dans leur recherche de nourriture, ce qui augmente le nombre de macropores,
- la forte densité lombricienne en prairie permanente augmente la compétition inter individuelle (à l'échelle inter spécifique et intra spécifique) vis à vis de l'espace disponible ce qui limite la création du nombre de galeries tout en augmentant la destruction des galeries existantes.

Notre étude a mis aussi en évidence le fait que le nombre de pores est aussi fortement lié aux caractéristiques pédo-climatiques : pour la même modalité, le nombre de pores est plus important sur le site de Rennes que sur le site de Quimper. Cette différence a été principalement expliquée par des compositions spécifiques différentes entre les deux sites, notamment en prairie : la présence d'un grand nombre d'espèce anéciques strictes (*A. giardi*, *A. longa*) sur le site de Rennes permet la création d'un nombre de macropores plus important que les espèces épi-anéciques (*L. friendi*, *L. r. rubellus*) ; le rôle pouvant être joué par *A. ictérica* a aussi évoqué dans cette étude, suggérant des études complémentaires portant sur cette espèce. En ce qui concerne les peuplements sous maïs, le grand nombre de macropores observés sur Rennes malgré la présence d'épi-anéciques, suggère une plus forte sensibilité de cette catégorie écologique par rapport aux espèces endogées. Une faible richesse trophique provoquerait une activité fousseuse plus importante.

Cependant, cette dépendance du nombre de pores vis à vis des conditions du milieu, met l'accent sur les limites de l'outil. Dans le cadre de notre étude, le nombre important des situations agro-pédo-climatiques peut générer des artefacts dans l'étude des relations entre la porosité et les lombriciens, et il n'est pas aisé d'apprécier le rôle propre de chacun des facteurs pouvant intervenir sur cette interaction.

B) Au-delà de l'étude de la porosité sur le profil, notre travail a permis d'établir tout l'intérêt de quantifier de manière préférentielle la porosité sur **certains niveaux**. Cependant, cet indicateur est apparu nettement tributaire des systèmes culturels et en ce sens, il n'a pas été possible d'identifier un niveau type sur lequel la quantification de la porosité pourrait être indicatrice de la densité lombricienne.

Distinguant les systèmes de cultures, l'étude des niveaux en prairie a permis de mettre en évidence l'intérêt de quantifier les pores sur le niveau1H (5-10 cm), dont le nombre s'avère être lié à la densité lombricienne extraite sur 1 m², ou sur ¼ m², ou sur 1/16^{ème}. Ce résultat est en accord avec nos résultats antérieurs (Pérès *et al.*, 1998b) et complète ces derniers réalisés en prairie dans des contextes géologiques différents. Dans ces travaux antérieurs, nous avons aussi mis en évidence le rôle pouvant être joué par l'observation sur le niveau3H (ancienne semelle de labour), compte tenu notamment de sa structure massive. Ce résultat n'est pas confirmé dans cette présente étude, notamment à cause l'hétérogénéité structurale de ce niveau. En ce qui concerne l'étude de le niveau2H (10-25 cm), le nombre de pores quantifiés sur ce niveau est indicateur de la densité lombricienne extraite sur la même surface (1/16^{ème} de m²) ainsi que sur ¼ de m², mais non plus sur 1m², ce résultat pouvant s'expliquer par la variabilité spatiale de la distribution lombricienne au sein du m² (Cannavacciuolo, 1999).

En maïs, si le nombre de pores quantifiés sur le niveau de surface 0H et sur le niveau structural 4H, peuvent être mis en relation avec la densité lombricienne extraite sur 1 m², cette relation n'est plus observée lorsque l'on tient compte du nombre de vers extraits sur des zones plus restreintes, telles

que $\frac{1}{4}$ ou $\frac{1}{16}^{\text{ème}}$ de m^2 . Ce résultat rejoint le constat fait préalablement lors de la mise en relation du nombre total de pores quantifiés sous maïs et le nombre de lombriciens, suggérant la limite de l'outil dès lors que la densité lombricienne est trop faible.

Au même titre que dans le point **A)** la recherche d'un niveau sur lequel la quantification de pores puisse être reliée à la densité lombricienne a été fortement influencée par les conditions pédo-climatiques du milieu. **Ce résultat met en avant l'importance de la composition spécifique des peuplements qui, si elle est liée aux systèmes culturels, est aussi très fortement tributaire des facteurs biogéographiques (se référer au chapitre 2).**

C) Cette étude a permis d'attribuer certains types de pores caractérisés par leur taille et leur forme à l'activité de certains lombriciens, confirmant nos résultats obtenus dans des travaux réalisés en système viticole (Pérès *et al.*, 1998). Cette attribution n'est pas aisée à réaliser à partir de données issues d'un système tel que la prairie permanente au sein duquel la porosité observée est le résultat d'une accumulation dans le temps des activités lombriciennes. De ce fait, nous nous sommes basés sur les observations réalisées sous maïs, nous basant sur l'hypothèse que les pores créés sont de l'année. Cette démarche nous a permis de distinguer parmi les pores de taille moyenne (2-5 mm), ceux ayant une forme intermédiaire, associés principalement à l'activité des endogés adultes et juvéniles, de ceux ayant une forme ronde et pouvant être associés majoritairement à l'activité d'anéciques juvéniles.

Les objectifs que nous nous étions fixés au début de l'étude (faire le lien entre les caractéristiques des peuplements lombriciens et la porosité et appréhender l'évolution de cette relation dans différents contextes agro-pédo-climatiques) ont donc été atteints.

Les résultats obtenus ont largement mis en exergue l'hétérogénéité des réponses biologiques (dynamique des populations et réponse comportementale) face aux contraintes liées aux systèmes culturels et aux contextes pédo-climatiques. L'utilisation de la bioporosité comme indicateur de l'état macrobiologique d'un sol, ne peut se concevoir qu'en intégrant la variabilité culturelle.

Chapitre 4

Morphologie des réseaux de galeries "naturels" étudiés en trois dimensions

Chapitre 4

Morphologie des réseaux de galeries naturels étudiés en trois dimensions

1. Introduction

Le chapitre précédent nous a permis de relier les données porales aux données biologiques en caractérisant les pores par deux variables morphologiques : la taille et la forme. Si cette description au terrain répond à notre recherche d'outil de terrain, les informations acquises restent insuffisantes pour caractériser le réseau de galeries dans sa globalité et notamment son architecture porale. Une caractérisation en 3 dimensions s'avère être nécessaire. Cette caractérisation a été réalisée par l'utilisation de la tomographie aux rayons X.

L'objectif de ce présent chapitre est de relier les différentes morphologies des réseaux naturels de galeries aux espèces lombriciennes extraites sur le même bloc de sol, et d'apprécier l'évolution de ces morphologies en fonction des contextes agro-pédo-climatiques.

Paramètres de description de la porosité

La caractérisation morphologique du réseau poral est documentée tant par les travaux portant sur la porosité d'origine physique que d'origine biologique. Les paramètres structuraux décrivant la morphologie porale caractérisent l'ensemble du réseau dans sa globalité, mais ils peuvent aussi porter sur la description de chacune des galeries. L'ensemble des paramètres couramment utilisés dans la description de la porosité est répertorié dans le tableau 34.

Cette caractérisation peut se faire par des paramètres "simples" tels que le nombre de pores, leur diamètre, leur longueur ou leur profondeur (par exemple Constantinides & Payatakes, 1989), ou en appréciant la géométrie du réseau de galeries dans toute sa complexité, par des paramètres tels que le taux de branchement, l'orientation des galeries, leur sinuosité, leur tortuosité ou encore la connectivité ou l'interconnectivité des galeries.

Tableau 34 : Liste des paramètres structuraux utilisés dans la description des réseaux de galeries, toutes méthodes confondues (d'après Bastardie, 1999)

Paramètres	Mesures	Auteurs
Caractérisation du réseau poral global		
Nombre de pores	- Surface totale des pores par coupe - distribution du nombre de pores selon la profondeur	- Constantinides & Payatakes, 1989 ; Jégou <i>et al.</i> , 1998 - Daniel <i>et al.</i> , 1997 ; Edwards <i>et al.</i> , 1979 ; Widiatmaka, 1994 ; Shipitalo & Butt, 1999
Nombre de galeries Longueur et volume du réseau	- Nombre de galeries du réseau - Distribution du nombre de galeries selon la profondeur - volume total du réseau - distribution de la longueur ou du volume selon la profondeur - longueur totale du réseau - nombre d'ouvertures à la surface	- Lighthart <i>et al.</i> , 1993, Capowicz <i>et al.</i> , 1998, Francis & Fraser, 1999 - Lighthart <i>et al.</i> , 1993 - Lighthart <i>et al.</i> , 1993 ; Joschko <i>et al.</i> , 1993 ; Jégou <i>et al.</i> , 1998 ; Langmaak <i>et al.</i> , 1999 ; Constantinides & Payatakes, 1989 ; Shipitalo & Butt, 1999 ; Francis & Fraser, 1998. - McKenzie & Dexter, 1993 ; Joschko <i>et al.</i> , 1993 ; Capowicz <i>et al.</i> , 1998, ; Jégou <i>et al.</i> , 1998 - Capowicz <i>et al.</i> , 1998 ; Langmaak <i>et al.</i> , 1999 - West <i>et al.</i> , 1991 ; Urbanek & Dolezal 1992
Continuité	- Longueur de la galerie la plus grande relative à la longueur totale - nombre d'extrémités - interprétation visuelle de l'image 3D	- Langmaak <i>et al.</i> , 1999 ; Jégou, 1998 - Kretzschmar & Aries, 1990 - Tous les auteurs
Connectivité, interconnectivité	- nombre d'embranchements, de nœuds - interprétation visuelle de l'image 3D - interconnectivité entre galeries	- Lighthart <i>et al.</i> , 1993, Capowicz <i>et al.</i> , 1998 ; Jégou <i>et al.</i> , 1998 ; Bastardie <i>et al.</i> , 2002 - tous les auteurs - Constantinides & Payatakes, 1989 ; West <i>et al.</i> , 1991 ; Urbanek & Dolezal 1992 ; Mc Coy <i>et al.</i> , 1994
Tortuosité	- association du taux d'embranchement et de la continuité	- Bastardie <i>et al.</i> , 2002
	- Longueur totale de la galerie en rapport à la distance minimale entre les deux extrémités (cette dernière distance pouvant être associée à la hauteur d'une colonne de sol)	- Constantinides & Payatakes, 1989 ; Langmaak <i>et al.</i> , 1999 ; Bastardie <i>et al.</i> , 2002 ;
Orientation	- Interprétation visuelle de l'image 3D - Sinuosité	- tous les auteurs - Bastardie <i>et al.</i> , 2002
Caractérisation d'une galerie		
Forme	- Diamètre moyen	- Edwards <i>et al.</i> , 1979 ; Lopes-Assad, 1987 ; Constantinides & Payatakes, 1989 ; Roth & Joschko, 1991 ; Lighthart <i>et al.</i> , 1993 ; Shipitalo & Butt, 1999
Longueur	- Longueur moyenne	- Smettem, 1986 ; Constantinides & Payatakes, 1989 ; Joschko <i>et al.</i> , 1989 ; Lighthart <i>et al.</i> , 1993 ; Capowicz <i>et al.</i> , 1998 ; Shipitalo & Butt, 1999 ;
Volume	- Volume de la galerie	- Lopes-Assad, 1987 ; Constantinides & Payatakes, 1989 ; Shipitalo & Butt, 1999 ; Francis & Fraser, 1999
Orientation	- Surface du pore couplé à sa forme - Angle moyen d'une galerie - distribution de l'orientation selon la profondeur	- Daniel <i>et al.</i> , 1997 ; Jégou <i>et al.</i> , 1998 - Kretzschmar 1982 ; Lighthart <i>et al.</i> , 1993 ; Capowicz <i>et al.</i> , 1998 - McKenzie & Dexter, 1993
Continuité	- réciproque de la tortuosité - ouverture/non-ouverture à une extrémité/2 extrémités de la colonne	- Richter (1987) - Alaire-Leaung <i>et al.</i> , 2000a ; West <i>et al.</i> , 1991 ; Urbanek & Dolezal 1992 ; Mc Coy <i>et al.</i> , 1994
Tortuosité	- Longueur totale de la galerie par rapport à la distance minimale entre les deux extrémités	- Perret <i>et al.</i> , 1999 ; Alaire-Leaung <i>et al.</i> , 2000b ; Lopes-Assad, 1987

La difficulté d'appliquer ces paramètres à la description d'un réseau tient à leurs multiples définitions, notamment en ce qui concerne les paramètres les plus récents : les définitions de la connexion, l'interconnectivité, le taux de branchement, la continuité ou la tortuosité varient selon les études. Il n'existe pour le moment aucune standardisation des paramètres, chaque auteur appliquant sa propre définition et son propre mode de calcul aux critères lui apparaissant les plus pertinents.

En ce qui concerne la tortuosité (T) par exemple, Perret *et al.*, (1999) dans une synthèse bibliographique des terminologies, rapportent que ce paramètre, introduit par Carman (1937) était à l'origine défini comme le carré du ratio entre la longueur effective d'une galerie (L_e) et la distance la plus courte mesurée entre les deux extrémités de la galerie (L), puis que cette formule a par la suite été simplifiée (Hillel, 1982 ; Marshall & Holmes, 1988 ; Jury *et al.*, 1991 ; Sahimi, 1995, *in* Perret *et al.*, 1999) :

$$T = L/L_e \text{ (figure 42 A).}$$

Cependant, en 1990, Gisi et collaborateurs proposent une définition inverse reprise ensuite par Alaire-Leung *et al.* (2000) : $T = L_e/L$ (figure 42 B)³⁰.

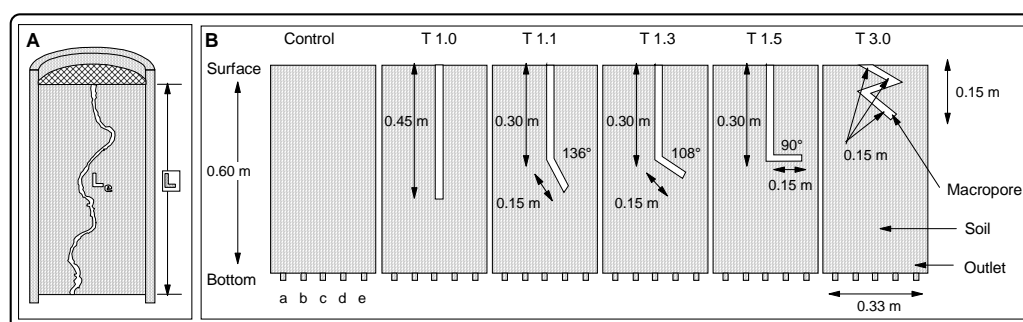


Figure 42 : Illustration de la tortuosité selon **A** Perret *et al.*, (1999), **B** Alaire-Leung *et al.* (2000)

L'accès à ces derniers paramètres, que l'on peut considérer comme plus complexes, requiert aussi des techniques plus sophistiquées. En ce sens, l'utilisation de la tomographie a depuis la fin des années 80, démontré la qualité des informations qu'elle peut fournir (Joschko *et al.*, 1989).

2. Matériel et méthode

Après échantillonnage des lombriciens selon le protocole développé dans le chapitre 2, la caractérisation des réseaux de galeries est faite sur un bloc de sol extrait sous cette même zone d'échantillonnage. Les blocs de sol extraits sont ensuite transportés au laboratoire puis au Centre Hospitalier Universitaire de Rennes (CHU, Rennes) où ils sont analysés par tomographie aux rayons X.

³⁰ Dans le cadre de notre étude, nous avons opté pour cette dernière définition.

2.1 Extraction des blocs

Afin de limiter les perturbations physiques, les blocs de sols sont **découpés au couteau** et extraits manuellement (à la force des bras). L'absence d'utilisation d'engins alourdit le travail mais assure la conservation de la structure du sol.

Deux démarches d'extraction ont été appliquées, différenciant les modalités en prairies (prairie permanente et prairie temporaire) des modalités en maïs et ce en lien avec la présence du rang de maïs qui génère une hétérogénéité spatiale (figure 43).

Sous les prairies (prairies temporaires et prairies permanentes)³¹

Dans chacune des 3 répétitions des différentes modalités, les réseaux de galeries créés par les lombriciens sont étudiés sur une profondeur totale de 50 cm. Pour ce faire, dans chaque répétition, deux blocs de sol sont extraits en dessous de la zone de prélèvement des lombriciens. Ces blocs sont prélevés sur une surface correspondant à 4 pixels de la grille de prélèvement (25 cm sur 25 cm) et une hauteur de 25 cm :

- un premier bloc de sol, le bloc **b1**, est extrait entre 0 et 25 cm de profondeur correspondant à l'horizon organo-minéral, soit la couche arable,
- un second bloc de sol, le bloc **b2**, est extrait entre 25 et 50 cm de profondeur correspondant à la semelle de labour et l'horizon structural.

In fine, sur les prairies permanentes et les prairies temporaires, six blocs de sol sont extraits sur chaque modalité.

Sous le maïs³²

Dans chacune des 3 répétitions du site de Quimper et de Rennes, les réseaux de galeries sont aussi étudiés sur une profondeur totale de 50 cm. Pour ce faire, deux blocs de sols (section 25 cm sur 25 cm, et hauteur 25 cm) sont aussi prélevés en dessous de la zone de prélèvements de lombriciens ; cependant, compte tenu de l'hétérogénéité spatiale liée au rang de maïs, deux zones sont différenciées et étudiées séparément : une zone sous le rang et une zone sous l'inter-rang. De ce fait, sous le maïs, 4 blocs de sols sont prélevés :

- les blocs extraits sous le rang,
 - sur une profondeur comprise entre 0 et 25 cm, le bloc **b1r**,
 - sur une profondeur comprise entre 25 et 50 cm, le bloc **b2r**,
- les blocs extraits sous l'inter-rang,
 - sur une profondeur comprise entre 0 et 25 cm, le bloc **b1i**,
 - sur une profondeur comprise entre 25 et 50 cm, le bloc **b2i**

In fine, sur les maïs, douze blocs de sol sont extraits.

³¹ Dans la codification retenue dans les graphes, les prairies temporaires sont notées "r", et les prairies permanentes sont notées "p"

³² Dans la codification retenue dans les graphes, les maïs sont notés "ml" (maïs fertilisé par du lisier)

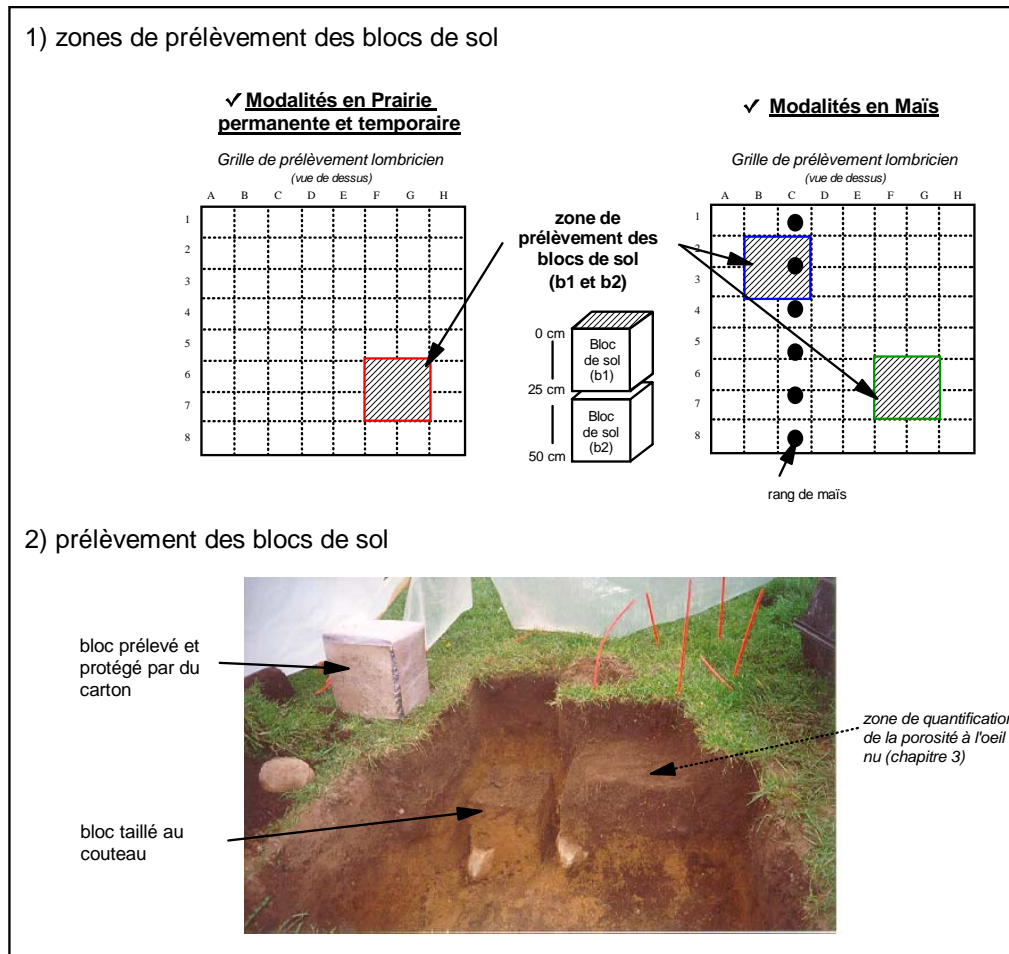


Figure 43 : Zones de prélèvement des blocs de sol et prélèvement des blocs (exemple sous prairie)

Enfin, afin de protéger au mieux la structure de ces blocs, après extraction, les blocs de sol sont consolidés par des plaques de cartons pour limiter les perturbations lors du transport du terrain au laboratoire.

2.2 Restriction de la taille des blocs

Les blocs extraits sur le terrain ont une section de 25 cm X 25 cm sur une hauteur de 25 cm, définissant ainsi des "gros" monolithes. La taille de ce bloc de sol a un impact majeur, car lors de l'utilisation de la tomographie aux rayons X, la résolution de l'image en 3D obtenue est directement fonction de la taille de l'objet étudié (bloc de sol). Il convient donc de trouver une adéquation entre la taille du bloc de sol et la résolution satisfaisante pour étudier les réseaux de galeries.

Pour ce faire, nous nous sommes basés sur les travaux de Brossard (2000) qui, lors de l'étude de réseaux de galeries lombriciens, a défini l'adéquation entre la taille de l'objet à étudier, la résolution escomptée et le type de scanner utilisé ; de plus, cet auteur a aussi informé sur l'impact de la forme du bloc de sol, préconisant l'utilisation d'objets cylindriques plutôt que cubiques pour optimiser les caractéristiques du tomographe.

Dans notre cas, compte tenu de notre objectif qui est d'obtenir un réseau de galeries de diamètre minimum de 1.25 mm et du matériel utilisé pour la tomographie aux rayons X, la taille maximale du monolithe a été fixée à 21 cm de section.

Les blocs de sols ont donc été retaillés au laboratoire en conséquence, aboutissant ainsi à partir des cubes de 25 cm d'arête, à des cylindres de 21 cm de section sur 25 cm de hauteur. Afin de ne pas perturber les monolithes lors de leur transport jusqu'au CHRU, les blocs après la taille sont préalablement protégés par du film plastique alimentaire puis plâtrés.

2.3 Intérêt et Principe de la tomographie aux rayons X

Les intérêts de la tomographie aux rayons X assistée par ordinateur, sont nombreux :

technique précise (coupe de 1 mm d'épaisseur) pouvant traiter des échantillons de grande taille et donc adaptée à l'étude de galeries lombriciennes,

technique non destructive, ce qui permet des mesures éventuelles de transfert (eau et gaz), et la réutilisation ultérieure de l'échantillon pour une approche dynamique d'un processus (évolution de la porosité par exemple),

technique d'une grande richesse d'informations, permettant une restitution en 3D à partir d'un grand nombre de projections en 2D d'objets tels que les réseaux de galeries de lombriciens. Cette information en 3D permet de renseigner sur l'organisation générale du réseau de galeries, son volume global, sa géométrie, son nombre de connexions et l'orientation des galeries.

Les inconvénients de cette technique sont liés :

à la taille de l'échantillon, en effet bien que la technique autorise l'étude de grands échantillons, la qualité de l'information obtenue sera en lien avec la taille de l'objet d'étude, définissant ainsi en fonction de la densité de l'objet une taille optimale (d'où la nécessité dans notre cas de réduire la taille des blocs de sol)

au prélèvement de l'échantillon, en effet la précision de la technique induit l'étude d'objets non perturbés, nécessitant une grande délicatesse lors de l'extraction et des différentes manipulations de l'objet à étudier (d'où l'ensemble de précautions prises dans le cadre de notre étude).

Le principe général de la tomographie aux rayons X est basé sur l'atténuation plus ou moins importante d'un rayon X lorsque celui-ci traverse un objet (figure 44). La technique ayant été développée dans divers ouvrages (Heijs et al. 1995, Jacobs et al. 1995), seuls les grands traits de la technique seront présentés ici.

Le scanner est constitué d'un émetteur et d'un récepteur de rayons X. Ces deux éléments, opposés à 180°, tournent dans notre cas autour de l'objet pendant les mesures. L'acquisition pour un objet entier correspond donc à un ensemble de rotations de 360° autour de l'objet, définissant un certain nombre de coupes. Au cours du passage du rayon à travers l'objet, les faisceaux du rayon sont plus ou moins absorbés (en fonction de la densité de l'objet) et de fait perdent de leur intensité, c'est le phénomène d'atténuation (Hounsfield, 1980). Chaque coupe peut être visualisée sous la forme d'une image en 2D de 512 pixels de côté. A chaque pixel, défini par des coordonnées cartésiennes, est attribué un coefficient d'atténuation μ qui correspond à la perte d'intensité du rayon X par unité de distance (Heijs *et al.*, 1995). Ce coefficient d'atténuation exprimé en Hounsfield (HU, Unité Internationale) dépend de la composition atomique du matériel : l'eau et l'air dont les coefficients d'atténuation sont respectivement de 0 et de -1000 HU, définissent deux valeurs standards de l'échelle linéaire des valeurs de Hounsfield. Au niveau de l'image en 2D, le coefficient d'atténuation se traduit

par la luminosité ou le niveau de gris du pixel (le noir correspond à la porosité, le blanc correspond à la matrice, les valeurs de gris sont intermédiaires).

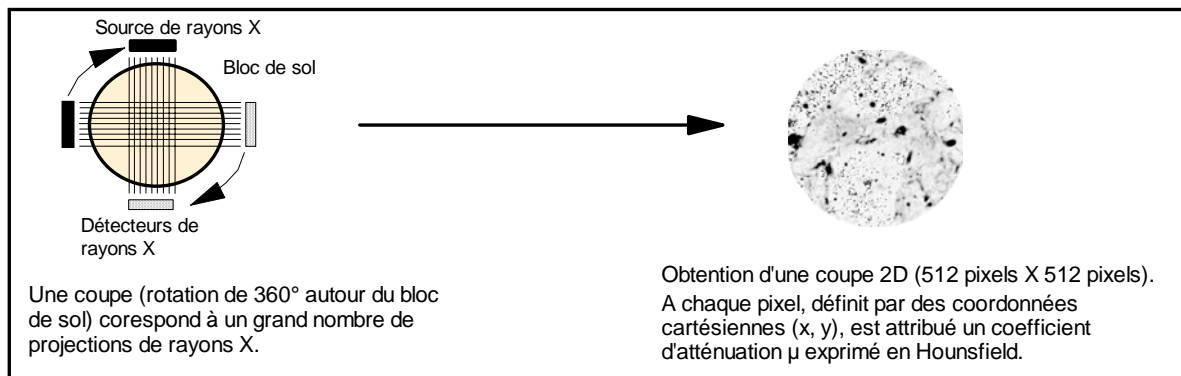


Figure 44 : Principe de la tomographie aux rayons X

L'acquisition des images s'est faite à l'Hôpital de Pontchaillou (CHU Rennes) sous la direction et les conseils du Professeur Y. Gandon et grâce à la coopération de Laurence Ferrard.

Le scanner utilisé est un Somatom Plus (Siemens) paramétré à 160 kV et 180 mA. Les colonnes de sol non perturbées (diamètre de 21 cm et longueur 25 cm) sont posées horizontalement sur le chariot du scanner (figure 45).



Figure 45 : Photo du scanner

L'acquisition a été faite suivant le mode "spiralé", qui correspond à une saisie d'images en continue d'une épaisseur de 3 mm (le chariot se déplaçant de manière continue dans le scanner) ; dans ce cas, 2 coupes successives se chevauchent sur 2 mm, ce qui permet d'aboutir, après traitement de l'information, à un ensemble de coupes de **1 mm** d'épaisseur. Le mode spiralé a été préféré au mode "séquentiel", ce dernier étant plus long au moment de l'acquisition et lors du traitement ultérieur des images (Jégou, 1998).

La résolution spatiale est de **0.41 mm** par pixel (surface d'un pixel = 0.168 mm²). Un fenêtrage de 21 à 2630 Hounsfield est appliqué pour l'ensemble des acquisitions. En moyenne 250 à 300 coupes ont été réalisées pour chaque bloc de sol.

La résolution en 3D

La résolution spatiale des images limite la taille de la porosité étudiée, en d'autres termes, plus la résolution est élevée et plus elle autorise l'étude de pores de petite taille.

Dans notre étude, la résolution spatiale est de **0.41 mm en X et Y**, et de **1 mm en Z**, elle est donc moins précise en Z (dimension longitudinale).

Cette différence s'explique par le fait que la résolution en X et Y est liée à la taille de l'objet, sa densité et la puissance du scanner (d'où la restriction de taille des blocs de notre étude), alors que la résolution en Z est liée principalement aux caractéristiques du scanner et à sa durée d'utilisation : lors de l'émission des rayons X, le scanner chauffe durant le passage de l'objet, cette température devenant trop importante peut détériorer le matériel. Cette contrainte implique donc une acquisition rapide des images (85 secondes dans notre cas pour l'ensemble du bloc) ; cependant plus l'acquisition est rapide (ce qui correspond à un nombre moins important de rotations autour de l'objet) et plus il y a de pertes en Z (l'écart millimétrique entre chaque passage étant plus important). Il est nécessaire de trouver un compromis entre l'usure de l'appareil et la qualité de l'image escomptée.

De plus, il convient de laisser du temps à l'appareil pour refroidir, le rendant ainsi indisponible pendant une durée plus ou moins longue (en l'occurrence 30 à 45 minutes après le passage d'un bloc dans notre étude). Il est donc aussi nécessaire d'intégrer cette indisponibilité de l'appareil, surtout quand celui-ci est localisé dans le service des urgences du CHU.

➔ Compte tenu de l'ensemble de ces contraintes techniques (utilisation du scanner, taille de notre échantillon), la résolution obtenue en Y s'est avérée être satisfaisante.

2.4 Traitement des images

Les images obtenues en 2D sont traitées dans un premier temps à l'hôpital de Pontchaillou par un logiciel (DicomEye) afin d'obtenir une information 3D de l'ensemble du volume poral (figure 52 B).

Cette image en 3D est en général assez volumineuse. En effet, les coupes 2D des blocs de sol ont chacune une taille de l'ordre de 512 * 512 pixels par coupe. Sachant qu'un bloc correspond en moyenne à 250-300 coupes, l'image totale en 3D d'un bloc atteint souvent plus de 40 Méga octets.

Les images sont ensuite transférées à l'IRD de Bondy, où elles sont analysées en collaboration avec Jean-françois Delerue (UR Geodes). Le principe du traitement des images est présenté dans la figure 48.

L'image 3D est seuillée suivant une méthode standard décrite par Timmerman (1999) : le seuillage consiste à trier l'information disponible (les niveaux de gris des pixels) afin d'extraire les pores qui nous intéressent. Cette sélection se base sur les différences de densité (différences traduites en niveaux de gris) entre les pores et la matrice du sol. Ce seuillage est classiquement réalisée à partir de l'histogramme des niveaux de gris présents dans les images.

Compte tenu des textures très différentes entre les deux sites, et notamment de la texture sablo-limoneuse sur le site de Quimper, nous avons dû appliquer des seuils différents sur les colonnes (seuil de 85 sur Quimper et de 115 sur Rennes).

→ Cette étape permet d'obtenir une image volumique du système poral.

Cette image est ensuite traitée par analyse d'image, avec deux principales étapes : une segmentation, une vectorisation (Delerue, 1999, 2002³³), avec pour but final de décrire l'espace poral sous la forme d'un ensemble d'objets élémentaires composant le **squelette du système poral** (figure 46).

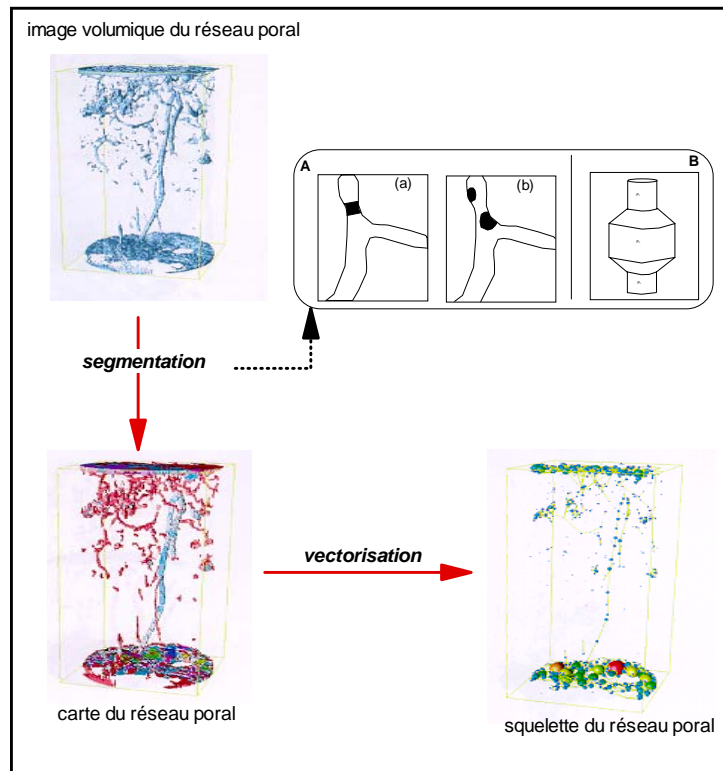


Figure 46 : Traitement de l'image volumique, par segmentation, suivie d'une vectorisation. Le principe de la segmentation est détaillé dans la figure : découpage en troncçons du volume poral. A : découpage en 2D, (a) configuration acceptée : le tronçon touche les deux bords opposés de l'objet, (b) configuration rejetée : la zone ne touche qu'un bord de l'objet. B : découpage en 3D, en présence de formes tubulaires, le découpage se fait en tronçons perpendiculaires au squelette sur des zones présentant des ouvertures

La segmentation du réseau poral est basée sur le principe que chaque objet élémentaire, en l'occurrence chaque pore, est défini comme étant une partie de l'espace poral ayant les particularités suivantes :

- comprise entre les parois du solide ; c'est à dire en 2 dimensions "allant d'un bord à l'autre de la matrice" (figure 49 A) ; en 3 dimensions, le découpage se fait en tronçons perpendiculaires au squelette (figure 49 B)
- présentant une ouverture locale homogène,
- entourée par d'autres pores, ceci indiquant qu'à la fin de l'algorithme de segmentation, chaque objet pore ne peut être entouré que par le fond de l'image (partie solide) ou par d'autres pores.

³³ ce logiciel peut être téléchargé : <http://www.bondy.ird.fr/~delerue/dxsoil/demo/index.html>

La vectorisation se base sur le fait que chaque pore, correspond à un volume qui peut être identifié par son centre. La connexion de ces centres permet de créer un graphe (graphe de Voronoï) correspondant au squelette du système poral. Le système poral est ainsi constitué d'un ensemble de galeries représentées par une suite de segments définissant des parties de galerie ayant une ouverture homogène, chaque rétrécissement donnant lieu à un nouveau segment.

2.5 Caractérisation du système poral

Le système poral créé par les lombriciens est apprécié de deux façons :

- soit par ses caractéristiques volumiques, le réseau est alors considéré comme un ensemble tubulaire,
- soit par son organisation structurale, le réseau de galeries étant alors considéré comme un ensemble de segments liés entre eux, définissant le "squelette".

Ce traitement de l'image permet d'avoir accès à une batterie relativement importante de caractéristiques morphologiques du réseau. Ces caractéristiques s'appliquent à l'ensemble du réseau poral, mais le modèle de segmentation ne permet pas d'avoir accès de manière automatique aux caractéristiques individuelles des galeries.

C'est la raison pour laquelle, alors qu'un certain nombre de paramètres descriptifs sont obtenus automatiquement, d'autres nécessitent une interprétation visuelle de l'image 3D. La qualité de cette interprétation visuelle reste cependant liée à plusieurs facteurs, le principal étant la qualité de l'image. Ainsi l'interprétation n'est fiable que si la galerie caractérisée est clairement individualisée, si le réseau lui-même ne présente pas une trop grande complexité architecturale.

Compte tenu de la complexité des réseaux de galeries que nous avons rencontrés en milieu naturel (figure 47), la caractérisation individuelle des galeries n'a été réalisée que sur certains blocs.

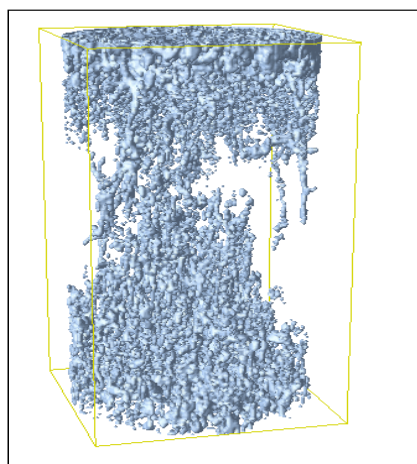


Figure 47 : Reconstitution en 3 dimensions d'un réseau poral complexe

2.6 Paramètres retenus pour la caractérisation morphologique

Notre objectif étant d'identifier des types de galeries en relation avec l'activité de certaines espèces lombriciennes, la caractérisation du réseau global ne se fonde que sur quelques paramètres, alors que la description des galeries est réalisée de manière plus fine.

2.61 Caractérisation de l'ensemble du réseau

Les paramètres suivants permettent la caractérisation du réseau dans son ensemble :

- **profondeur atteinte par le réseau, Z** (cm)
- **volume total du réseau, V_{tr}** (cm³), correspond au volume total de macroporosité d'origine lombricienne
- **pourcentage relatif du volume du réseau (macroporosité relative), Vr_r** (%) correspond au pourcentage du volume de macroporosité par rapport au volume de sol : rapport V_{tr}/V où V est le volume du bloc de sol.

2.62 Caractérisation des galeries

Les paramètres suivants permettent la caractérisation de certaines galeries bien individualisées :

- **diamètre moyen de la galerie** (exprimé en mm),
- **longueur de la galerie, L_e** (mm),
- **volume de la galerie, V_g** (cm³),
- **continuité de la galerie.** Quatre classes sont définies : C1 [galeries ouvertes aux deux extrémités du bloc de sol], C2 [galeries ouvertes à la surface du bloc, mais n'atteignant pas le fond du bloc de sol], C3 [galeries non ouvertes à la surface mais atteignant le fond du bloc], C4 [galeries indépendantes, connectée ni avec la surface, ni à la base du bloc]. La somme de C1 et C2 permet d'obtenir le nombre de galeries ouvertes à la surface du bloc. L'absence de connexion avec l'une ou l'autre des extrémités du bloc, C4, peut avoir plusieurs origines : (i) la résolution du scanner ne nous a pas permis d'identifier la continuité de la galerie, (ii) la galerie est ancienne et partiellement obstruée.
- **tortuosité** (mm/mm), définit comme étant le rapport entre la longueur effective de la galerie (L_e) et la distance minimale entre les deux extrémités de la galerie : $T = L_e/L$ (Alaire-Leaung *et al.*, 2002), une galerie rectiligne ayant une tortuosité de 1.
- **orientation de la galerie,**
- **nombre de branchements par galeries, b_g .** Le nombre de branchements est défini par le nombre de nœuds ou nombre d'intersections existant sur la galerie. La longueur de ces branches est précisée (mm).

3. Résultats

3.1 Caractérisation morphologique de l'ensemble du réseau

3.11 Profondeur du réseau

Quelle que soit la modalité étudiée, le réseau de galeries a été observé sur l'ensemble du profil, ne permettant pas de distinguer les modalités entre elles.

3.12 Volume du réseau

Les données du volume poral de l'ensemble du réseau de galeries (volume total de macroporosité et pourcentage relatif du volume) sont reportées dans le tableau 35 et la figure 48.

Tableau 35 : Volume total de macroporosité (cm³) et macroporosité relative (%). Les valeurs données pour l'horizon supérieur (0-25 cm) correspondent à la moyenne des mesures sur les 3 blocs de sol ; celles données pour l'horizon inférieur (25-50 cm) correspondent à une mesure unique

	Quimper								Rennes				
	Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma		Prairie tempo.		Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma.
	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)
Volume total de macroporosité (cm ³)	1331.6	1116.9	1273.5	616.8	1146.9	843.3	577.5		774.3	743.8	791.0	589.5	887.6
Macroporosité relative (%)	15.4	12.9	14.7	7.1	13.2	9.7	6.6		8.9	8.5	9.1	6.8	10.2

Variabilité inter modalité

Aucune différence significative (au seuil de 5%) n'a pu être mise en évidence entre les valeurs moyennes de porosité totale des différentes modalités en raison de la grande variabilité intra-modalités. Nous pouvons toutefois indiquer certaines tendances :

- Sur le site de *Quimper*, en moyenne le volume poral sous maïs est plus important que sous prairie permanente, lui-même plus important que celui sous la prairie temporaire. Ce résultat est en accord avec les observations réalisées au terrain (§ 3). Mis en relation avec la densité et la biomasse lombricienne (§2), ce résultat confirme que les faibles densités et biomasses lombriciennes observées sous maïs génèrent une porosité tout aussi importante que les fortes densités et biomasses lombriciennes observées sous prairie permanente.
- Sur le site de *Rennes*, il n'y a pas de différence entre le volume poral sous maïs et sous prairie permanente (comparaison des valeurs moyennes). Là encore, ce résultat est en accord avec les observations de terrain. Mis en relation avec les caractéristiques lombriciennes, et bien que la variabilité intra modalités soit importante, ce résultat semble confirmer l'absence de relation entre la densité et biomasse lombricienne et la porosité générée par ces derniers.

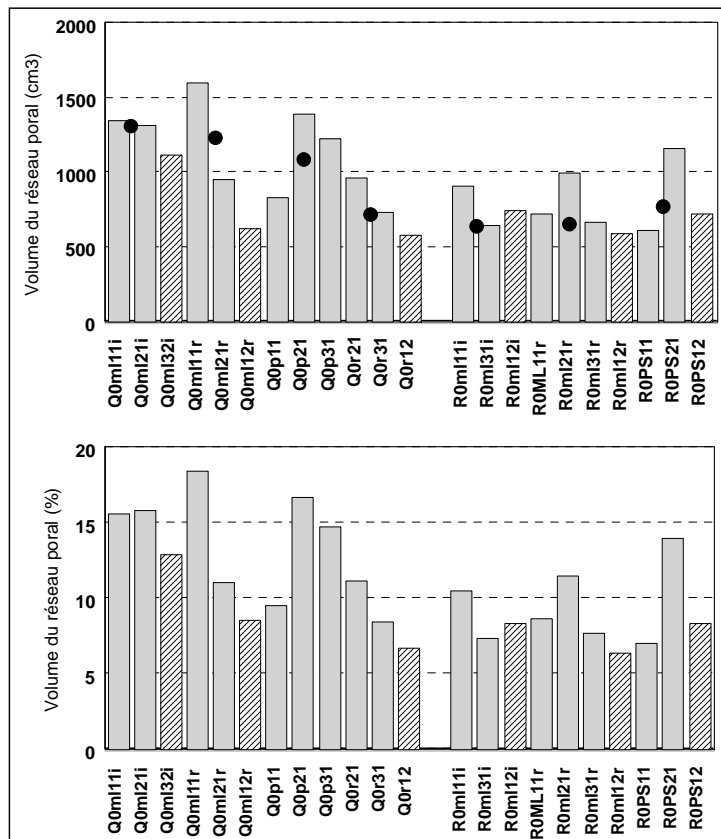


Figure 48 : Caractéristiques de la macroporosité d'origine lombricienne sur les différentes modalités. Figure du haut : volume total du réseau exprimé en cm^3 (les points noirs correspondent aux moyennes au sein d'une même modalité) ; figure du bas : importance relative du volume du réseau par rapport au volume de sol (%).

Codification : Q "Quimper", R "Rennes", ml "maïs lisier", i "inter-rang", r "rang", p "prairie permanente", r "prairie temporaire" ; le premier chiffre correspond au n° de la répétition, le deuxième chiffre correspond au bloc de sol (b1, b2)

Variabilité inter site

Comparant les modalités sous maïs et sous les prairies permanentes des deux sites, globalement le volume poral observé sur le site de Quimper est plus important que sur le site de Rennes. Comme la densité et la biomasse lombricienne sont significativement plus importantes sur Rennes, ce résultat apparemment contradictoire semble indiquer là aussi une absence de corrélation entre les caractéristiques du peuplement lombricien et le volume poral.

Variabilité inter horizon

Dans la majorité des situations, les volumes poraux des horizons B (25-50 cm) sont plus faibles que ceux des horizons de surface A (0-25 cm). Mis en relation avec l'activité des lombriciens, ce résultat est en accord avec l'observation d'une activité lombricienne préférentiellement localisée dans les 20 premiers centimètres du sol (Bachelier, 1978). Cependant, cette observation n'est pas réalisée de manière systématique, du fait de la variabilité des zones d'activité des lombriciens.

3.2 Caractérisation morphologique des galeries et mise en relation avec les peuplements lombriciens

La caractérisation morphologique des galeries est faite à partir de la reconstitution en 3D du réseau. Pour chacune des situations, nous présentons une figure de ce volume poral ainsi qu'un schéma simplifié du réseau.

L'attribution d'une galerie à l'activité d'un lombricien se fonde sur deux principes :

- 1) l'adéquation entre la localisation de la galerie (repérée précisément sur le bloc de sol) et la sortie du lombricien lors du prélèvement (rappelons que les lombriciens sont récoltés dans chacun des 64 pixels de la grille de prélèvement, ce qui permet de connaître leur répartition spatiale au sein du m²)
- 2) l'adéquation entre les caractéristiques de la galerie, principalement le diamètre, et les caractéristiques morphologiques des espèces lombriciennes présentes (diamètre-équivalent des individus),

Nous considérerons successivement les deux sites d'études (Quimper et Rennes) et chacun des systèmes cultureux qui ont pu être étudiés.

3.21 Site de Quimper

3.211 Prairie permanente – bloc : Q0P11

Le bloc de sol "Q0P11" correspond au bloc de sol prélevé sur le site de Quimper, sur la prairie permanente, dans la première répétition et sur les 0-25 cm de profondeur.

❑ Caractérisation des galeries

Parmi l'ensemble du réseau poral, quatre galeries ont pu être individualisées (figure 49).

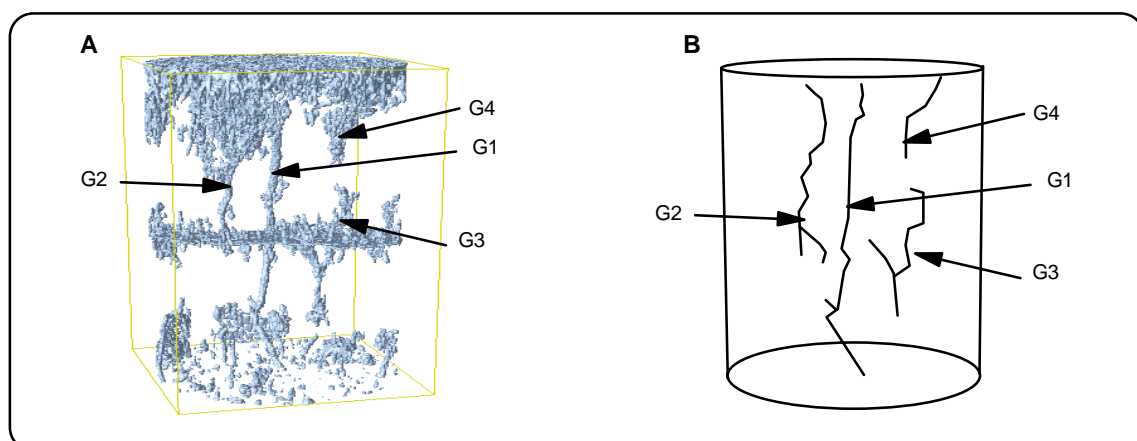


Figure 49 : Représentation du réseau poral observé en prairie permanente, 0-25 cm de profondeur (Quimper).
A : image volumique; B : schéma

➤ **Galerie 1 (G1)**

Grosse galerie de 6.1 mm de diamètre moyen et de 270 mm de longueur (son extension étant limitée par la taille du bloc). Son volume est de 9.2 cm³. Elle est d'orientation verticale et présente une faible tortuosité de 1.08 mm/mm. Elle est observée sur toute la hauteur du bloc, sans aucune discontinuité apparente (continuité de classe C1). Sa connexion avec le bas du bloc n'est pas ramifiée au contraire de sa connexion avec la surface du sol qui semble être plus ramifiée. Elle présente aux 3/4 de sa longueur un nœud de ramification, avec une seule branche (10 mm), ce qui caractérise un faible taux de ramification.

➤ **Galerie 2 (G2)**

Grosse galerie de 5.4 mm de diamètre moyen et de 125 mm de longueur. Son volume est de 2.8 cm³. Elle est d'orientation verticale et présente une tortuosité de 1.25 mm/mm. Elle est observée sur la première moitié du bloc et n'est connectée qu'à la surface (continuité de classe 2). Elle présente un seul nœud de ramification avec une unique branche de 32 mm de longueur, ce qui caractérise un faible taux de ramification.

➤ **Galerie 3 (G3)**

Grosse galerie de 5.4 mm de diamètre moyen et de 100 mm de longueur. Son volume est de 2.3 cm³. Elle est d'orientation verticale et présente une tortuosité de 1.14 mm/mm. Elle correspond à une galerie indépendante (continuité C4) qui n'est connectée ni à la surface du bloc ni à la base et est observée au milieu du bloc.

➤ **Galerie 4 (G4)**

Grosse galerie de 4.8 mm de diamètre moyen et de longueur 52 mm. Son volume est de 0.9 cm³. Elle est d'orientation verticale et présente une tortuosité faible 1.05 mm/mm. Elle n'est connectée qu'à la surface du bloc (continuité C2). Aucune ramification n'est mise en évidence.

Compte tenu de la localisation et du diamètre des galeries G3 et G4, ces deux galeries pourraient avoir une même origine et présenter une discontinuité.

❑ Attribution des galeries à l'activité d'une espèce lombricienne

Les valeurs d'abondance et de biomasse des espèces (associées à leur stade de développement) récoltées au-dessus du bloc lors du prélèvement lombricien sont reportées dans le tableau 36.

Tableau 36 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au dessus du bloc Q0P11

Catégorie écologique	Endogés				Anéciques	
Espèce	<i>A. c. caliginosa</i>		<i>A. c. f. trapezoides</i>	<i>A. r. rosea</i>	<i>L. friendi</i>	<i>A. nocturna</i>
Stade	Adulte	Juvénile	Adulte	adulte	juvénile	Juvénile
Abondance (nb.)	3	1	1	1	3	1
Biomasse (g.)	0.862	0.157	0.215	0.216	1.624	0.655

Compte tenu du diamètre moyen des galeries identifiées, elles ne peuvent être associées à l'activité des endogés. En effet bien que Rogaar & Boswinkel (1978) attribuent à *Aporrectodea caliginosa* et à *Allolobophora rosea* la capacité de créer des galeries allant jusqu'à 8.5 mm de diamètre équivalent, les individus récoltés au-dessus de notre bloc de sol n'excèdent pas 4 mm de diamètre en ce qui

concerne *A. caliginosa f. trapezoides* et 3 mm en ce qui concerne *Allolobophora rosea* et *Aporrectodea c. caliginosa*. De plus, les travaux portant sur les réseaux de ces espèces rapportent que leurs réseaux sont le plus souvent discontinus, très ramifiés et d'orientation sub-horizontale, des typologies donc éloignées de celles observées dans ce bloc.

Ces galeries pourraient par contre être associées à l'activité des anéciques. Les anéciques récoltés au-dessus du bloc sont juvéniles et présentent des diamètres corporels variant entre 5 et 6 mm. Ces diamètres sont inférieurs à ceux des galeries observées. Cependant, les valeurs des diamètres des individus donnés dans ce travail peuvent être sous-estimées, car elles correspondent aux mesures réalisées sur les lombriciens après un séjour dans le formol 4% qui par différence osmotique diminue le volume cellulaire ; les individus sont donc systématiquement plus petits qu'au moment de la capture.

Compte tenu de la localisation des individus lors du prélèvement au terrain, G1 est associée à l'action de l'un des *L. friendi*, alors que G2 et G4 sont associées soit à l'action d'*Aporrectodea nocturna* soit à celle de *L. friendi*. Quant à la galerie G3, son absence de connexion à la surface et sa localisation au centre du bloc ne permet pas de lui associer un individu récolté lors du prélèvement, mais cependant, son diamètre suggère qu'elle ait été creusée par les individus anéciques juvéniles récoltés.

La morphologie des galeries de *L. friendi* n'est actuellement pas documentée dans la littérature. Par contre, les observations réalisées dans cette étude permettent de rapprocher la galerie créée par *L. friendi* de celle créée par *L. terrestris*, tant pour ses aspects de continuité que de faible taux de branchement et d'interconnectivité (Schwert, 1990 ; Edwards & Bohlen, 1996 ; Jégou *et al.*, 2001), que pour son orientation verticale (Joschko *et al.*, 1989 ; Shipitalo & Butt, 1999). De plus, l'unicité de la galerie associée à *L. friendi* ainsi que sa connexion à la surface lui confère le caractère de "galerie permanente" généralement attribué aux galeries de *L. terrestris* (Joschko *et al.*, 1989 ; Lee & Foster, 1991 ; Schröder *et al.*, 1995 ; Shaw & Pawluck, 1996 ; Pitkänen & Nuutinen, 1997 ; Jégou *et al.*, 2001).

En ce qui concerne les galeries créées par *A. nocturna*, la bibliographie tend à montrer que les individus réutilisent régulièrement leurs galeries, que ces galeries sont longues et présentent un taux de branchement faible (Daniel *et al.*, 1997 ; Capowiez, 2000 ; Capowiez *et al.*, 2001), ce qui est en accord avec nos observations.

3.212 Prairie temporaire – bloc : Q0PT11

Le bloc de sol "Q0PT11" correspond au bloc de sol prélevé sur le site de Quimper, sur la prairie temporaire, dans la première répétition et sur les 0-25 cm de profondeur.

□ Caractérisation des galeries

Parmi l'ensemble du réseau poral, quatre galeries ont pu être individualisées (figure 50).

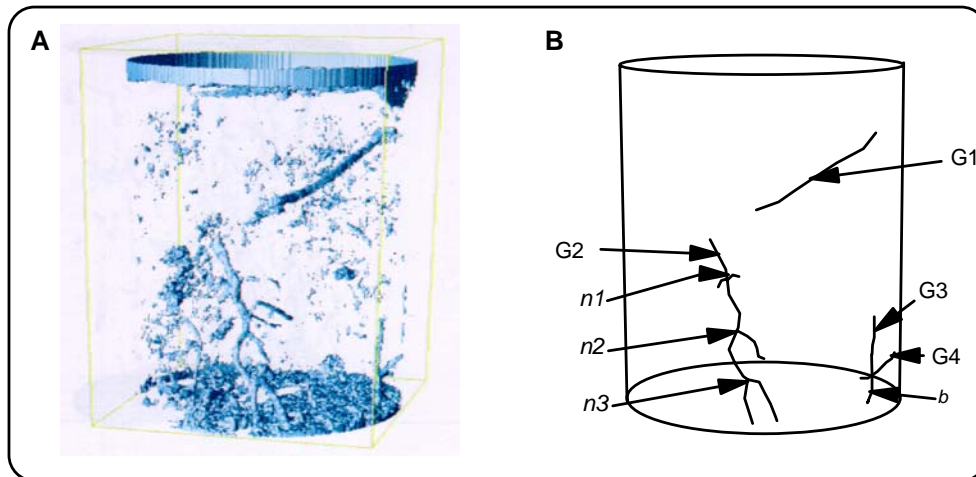


Figure 50 : Représentation du réseau poral observé en prairie temporaire, première répétition, 0-25 cm de profondeur (Quimper).
A : image volumique; B : schéma

➤ **Galerie 1 (G1)**

Grosse galerie de 7 mm de diamètre moyen et de 100 mm de longueur. Son volume est de 3.8 cm³. Elle est d'orientation sub-v verticale et présente une tortuosité nulle ($T=1$ mm/mm). Elle est observée sur le tiers supérieur du bloc. Elle n'est connectée ni à la surface du bloc ni à sa base (continuité de classe 4) ; cependant, cette absence de connexion avec la surface pourrait être liée à la découpe du bloc. Cette galerie indépendante ne présente aucun nœud de ramification.

➤ **Galerie 2 (G2)**

Grosse galerie de 7 mm de diamètre moyen et d'une longueur principale de 188 mm. Elle est caractérisée par trois nœuds de ramification (taux de branchement = 3): du nœud 1 (n1) partent deux branches de petite taille (4 mm chacune), du nœud 2 (n2) part une branche de 26 mm de longueur et du nœud 3 (n3) part une branche de 43 mm de longueur. L'ensemble de la galerie a donc une longueur totale de 276 mm et un volume de 10.6 cm³. Elle est d'orientation sub-v verticale. La tortuosité de la galerie est importante : 1.2 mm/mm. La galerie est observée sur les deux tiers inférieurs du bloc et n'est connectée qu'à la base du bloc en deux points (continuité de classe 3).

➤ **Galerie 3 (G3)**

Grosse galerie de 6.5 mm de diamètre moyen et de 78 mm de longueur. Son volume est de 2.6 cm³. Elle présente une double orientation : principalement verticale sur ses 9/10, elle présente une orientation plus horizontale à sa base (la bifurcation ayant lieu au point *b*, figure 52). Ce changement d'orientation pourrait être lié à une modification de compaction du sol (Schröder *et al.*, 1995) qui en l'occurrence correspond à la semelle de labour. Elle présente une tortuosité faible ($T=1.03$ mm/mm).

Elle est observée sur le tiers inférieur du bloc en n'est connectée qu'à la base du bloc (continuité classe 3). Cette galerie ne présente aucun nœud de ramification.

➤ **Galerie 4 (G4)**

Galerie moyenne de 4.7 mm de diamètre moyen et de 53 mm de longueur. Son volume est de 0.9 cm³. Tout comme G3, elle présente une double orientation : principalement verticale, elle s'oriente ensuite horizontalement. Ce changement d'orientation est situé aussi à proximité de la semelle de labour. Elle présente une tortuosité faible ($T=1.08$ mm/mm). Elle est observée sur le quart inférieur du bloc en n'est connectée qu'à la base du bloc (continuité classe 3). Cette galerie ne présente aucun nœud de ramification.

□ **Attribution des galeries à l'activité d'une espèce lombricienne**

Les données relatives aux lombriciens récoltés au-dessus du bloc sont reportées dans le tableau 37.

Tableau 37 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au dessus du bloc QOPT11

Catégorie écologique	Endogés		Anéciques
Espèce	<i>A. c. caliginosa</i>	<i>L. friendi</i>	<i>L. r. rubellus</i>
Stade	Juvenile	Adulte	Adulte
Abondance (nb.)	1	1	1
Biomasse (g.)	0.073	0.902	0.568

Compte tenu du diamètre moyen des galeries identifiées, elles ne peuvent être associées à l'activité des endogés. Par contre, elles peuvent être associées à l'activité des anéciques adultes (en l'occurrence des épi-anéciques). Compte tenu de la localisation des individus lors du prélèvement, et de leur diamètre corporel, G4 pourrait résulter de l'activité de *Lumbricus r. rubellus* adulte (diamètre corporel de 4.3 mm) et G3 de l'activité de *Lumbricus friendi* adulte (diamètre corporel moyen 6 mm)³⁴. Malgré tout, la petite taille des segments ne nous permet pas de confirmer cette association par les descriptions morphologiques apportées par la bibliographie.

En ce qui concerne les galeries G1 et G2, compte tenu de leur diamètre moyen, elles pourraient aussi être associées à l'activité de *L. friendi*. Dans ce cas, il existerait une forte variabilité morphologique entre le réseau de galeries créé par les individus au stade juvénile (réseau décrit dans le paragraphe précédent) et celui créé par les individus adultes, ceux-ci créent un réseau nettement plus ramifié et d'orientation tant sub-verticale que verticale. Compte tenu de l'absence de bibliographie concernant le réseau créé par *L. friendi*, nous ne pouvons confirmer ou infirmer cette attribution ; cependant ces différences liées à la maturité sexuelle de l'individu, suggérant ainsi des modifications de comportement liées au stade de développement des individus, seraient en accord avec les travaux portant sur d'autres espèces (*L. badensis* ; Kobel-Lamparski & Lamparski, 1987). La description d'autres réseaux créés par *L. friendi* dans la suite de notre étude nous permettra de tester cette attribution.

³⁴ bien que les galeries G3 et G4 ne soient pas connectées à la surface, il est possible de leur associer un individu récolté à la surface, car il est fortement probable que la discontinuité ait été créée lors de la taille du bloc (§ 1, matériel et méthode).

3.213 Prairie temporaire – bloc : Q0PT21

Le bloc de sol "Q0PT2" correspond au bloc de sol prélevé sur le site de Quimper, sur la prairie temporaire, dans la seconde répétition et sur les 0-25 cm de profondeur.

❑ Caractérisation des galeries

Parmi l'ensemble du réseau poral, quatre galeries ont pu être individualisées. Parmi ces quatre galeries, trois présentent la caractéristique commune d'être connectées uniquement avec la base du bloc. Cependant, cette continuité de classe 3 pourrait être liée à la découpe du bloc plus qu'à une caractéristique intrinsèque aux galeries (figure 51).

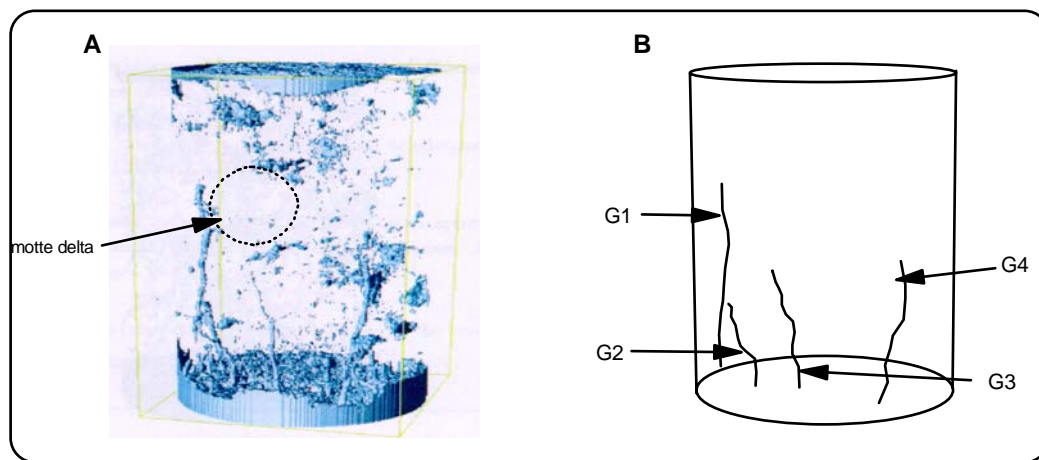


Figure 51 : Représentation du réseau poral observé en prairie temporaire, deuxième répétition, , 0-25 cm de profondeur (Quimper).
A : image volumique; B : schéma

➤ Galerie 1 (G1)

Galerie moyenne de 6.5 mm de diamètre moyen et de 194 mm de longueur. Son volume est de 6.4 cm³. Elle est d'orientation verticale et présente une tortuosité faible $T=1.05$ mm/mm. Elle est observée sur les quatre derniers cinquièmes du bloc et n'est pas connectée à la base du bloc (continuité C4). Cette galerie indépendante ne présente aucun nœud de ramification. L'observation à l'œil du bloc, confirme l'ouverture de cette galerie sur le pourtour du bloc.

Galerie 2 (G2)

Grosse galerie de 6 mm de diamètre moyen et de 62,5 mm de longueur. Son volume est de 1.7 cm³. Elle est d'orientation sub-verticale et présente une faible tortuosité ($T=1.1$ mm/mm). Elle est observée sur le tiers inférieur du bloc et ne présente aucun nœud de ramification.

➤ Galerie 3 (G3)

Galerie moyenne de 4.4 mm de diamètre moyen et de 110 mm de longueur. Son volume est de 1.7 cm³. Elle est d'orientation sub-verticale et présente une faible tortuosité ($T=1.1$ mm/mm). Elle est observée sur le tiers inférieur du bloc. Cette galerie présente sur sa longueur 3 nœuds de ramification desquels partent des branches de 15 mm de longueur moyenne.

➤ **Galerie 4 (G4)**

Galerie moyenne de 5.2 mm de diamètre moyen et de 154 mm de longueur. Son volume est de 3.2 cm³. Elle est d'orientation verticale et rectiligne (T=1 mm/mm). Elle est observée sur la moitié inférieure du bloc. Cette galerie présente un nœud de ramification à partir duquel une galerie de diamètre moindre est observée (2 mm). Cette dernière galerie de 40 mm de longueur est verticale, présente une faible tortuosité (1.1 mm/mm) et est connectée, elle aussi, à la base du bloc. Cette galerie de diamètre moindre que la première a pu être créée par un individu juvénile ou un individu d'espèce de petite taille (endogé).

□ **Attribution des galeries à l'activité d'une espèce lombricienne**

Aucun lombricien n'a été récolté sur cette zone par l'extraction au formol. Nous pouvons émettre plusieurs hypothèses quant à l'origine de ces galeries :

- 1) il est improbable qu'elles aient une origine végétale, car dans la prairie temporaire, le système racinaire développé par le ray-gras ne peut générer de telles porosités,
- 2) il est improbable qu'elles aient une origine physique de par leur forme tubulaire et la régularité de leur diamètre,
- 3) les lombriciens ayant généré ces galeries n'ont pas été récoltés par l'extraction au formol, mais pourraient faire partie du pool extrait par le tri manuel. Cependant, dans cette répétition, le tri manuel n'a permis d'extraire aucun individu (§ 2) ; malgré tout, compte tenu de la variabilité spatiale de la distribution lombricienne (le tri manuel apporte une information limitée à son volume et sa localisation) cette hypothèse reste envisageable,
- 4) les lombriciens ayant généré ces galeries ont fui lors du prélèvement formol en s'enfonçant en profondeur dans le sol. Malgré le fait que l'extraction au formol soit efficace pour les espèces anéciques (Bouché, 1969), cette hypothèse reste envisageable.
- 5) ces galeries correspondent à des galeries abandonnées, reliques d'activité lombricienne. Cette hypothèse pourrait expliquer la connexion de la galerie 4 avec une galerie de petit diamètre.
- 6) les lombriciens ayant généré cette porosité ont été récoltés dans la zone périphérique. Suivant cette idée, les densités et biomasses des lombriciens récoltés en périphérie du bloc sont reportées dans le tableau 38. Compte tenu du diamètre-équivalent des galeries observées, elles ne peuvent être associées à l'activité des endogés, récoltés ici uniquement au stade juvénile. Par contre, elles pourraient être reliées à l'activité des 5 adultes anéciques, et notamment pour les moins larges (G3 & G4) à l'activité des adultes *L. r. rubellus* dont le diamètre corporel est de 4.3 mm, et pour les plus larges (G1 & G2) à l'activité de *L. friendi* adulte (6.5 mm de diamètre) ou dans une moindre mesure à l'activité de *A. longa*, son diamètre n'étant que de 5 mm (G4).

Tableau 38 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits dans la périphérie du bloc QOPT21

Catégorie écologique	Endogés			Anéciques	
Espèce	<i>A. c. caliginosa</i>	<i>A. rosea</i>	<i>L. friendi</i>	<i>L. r. rubellus</i>	<i>A. longa</i>
Stade	Juvénile	Juvénile	Adulte	Adulte	Adulte
Abondance (nb.)	1	1	1	3	1
Biomasse (g.)	0.039	0.097	0.758	2.079	1.213

3.22 Site de Rennes

3.221 Maïs inter-rang – bloc : R0ML11i

Le bloc de sol "R0ML11i" correspond au bloc de sol prélevé sur le site de Rennes, sur le maïs, dans la première répétition, sous l'inter-rang de maïs et sur les 0-25 cm de profondeur.

□ Caractérisation des galeries

Parmi l'ensemble du réseau poral, sept galeries ont pu être individualisées (figures 52).

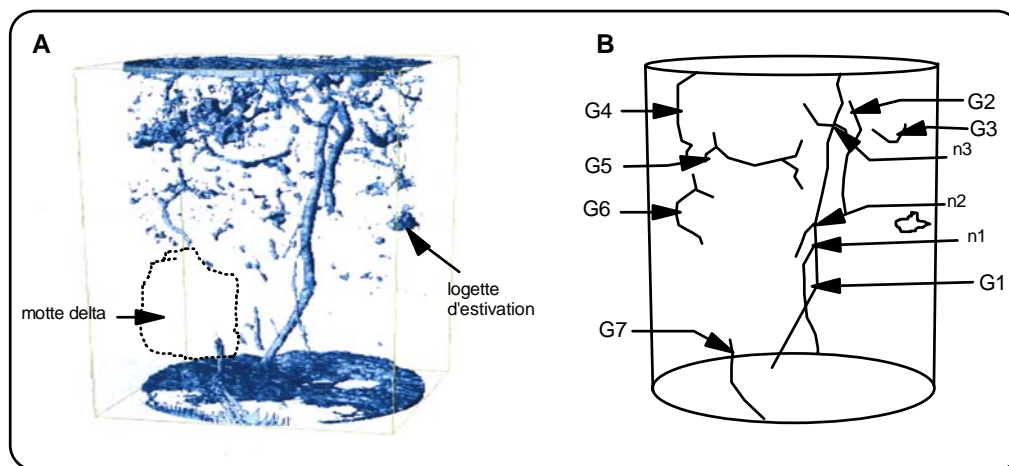


Figure 52 : Représentation du réseau poral observé en maïs sous l'inter-rang, première répétition, 0-25 cm de profondeur (Rennes).
A : image volumique ; B : schéma

➤ Galerie 1 (G1)

Grosse galerie de 7.8 mm de diamètre moyen et de 286 mm de longueur, son volume est de 13.6 cm³. Elle est d'orientation verticale, puis secondairement sub-verticale. Elle présente une tortuosité de 1.2 mm/mm. Elle est observée sur toute la hauteur du bloc, sans aucune discontinuité (continuité C1) et est connectée aux deux extrémités du bloc. Elle présente 3 nœuds de branchement dont 2 branches correspondent à deux petites galeries de 2.5 mm de diamètre et de longueur atteignant 120 mm (taux de branchement = 3). La présence de ces petites galeries connectées à une plus grosse galerie implique la participation de deux types d'individus : un adulte de grande taille et un (ou plusieurs) individu(s) de taille nettement inférieure.

➤ Galerie 2 (G2)

Grosse galerie de 7.8 mm de diamètre moyen et de 103 mm de longueur. Son volume est de 4.9 cm³. Elle est d'orientation verticale et présente une faible tortuosité de 1.14 mm/mm. Elle est observée que dans la moitié supérieure du bloc, sans être connectée avec la surface du bloc (continuité C4). Cette galerie indépendante ne présente aucun nœud de ramification.

➤ Galerie 3 (G3)

Galerie moyenne de 7.8 mm de diamètre moyen et de 45 mm de longueur. Son volume est de 2.1 cm³. Elle est d'orientation horizontale et présente une faible tortuosité de 1.02 mm/mm. Elle est proche de la surface, sans y être connectée (continuité C4). Cette galerie indépendante correspond à une branche isolée, sans aucune ramification.

➤ **Galerie 4 (G4)**

Galerie moyenne de 3.4 mm de diamètre moyen et de 94 mm de longueur. Son volume est de 0.8 cm³. Elle présente deux orientations : sub-horizontale sur 1/5 de sa longueur, elle devient ensuite verticale. Sa tortuosité est faible : 1.12 mm/mm. Elle est connectée avec la surface du bloc (continuité C2) et ne possède aucune ramification.

➤ **Galerie 5 (G5)**

Galerie moyenne de 3.5 mm de diamètre moyen et de 100 mm de longueur. Son volume est de 0.9 cm³. Elle est orientée horizontalement et présente une tortuosité de 1.5 mm/mm. Elle n'est connectée ni à la surface du bloc, ni à sa base (continuité C4). Cette galerie indépendante correspond à une branche isolée dans le tiers supérieur, sans connexion avec la surface, elle présente deux nœuds de ramification desquels partent deux branches de 33 mm et de 16 mm.

➤ **Galerie 6 (G6)**

Galerie moyenne de 3.4 mm de diamètre moyen et de 66 mm de longueur. Son volume est de 0.6 cm³. Elle est orientée horizontalement à sub-horizontalement et présente une tortuosité de 1.15 mm/mm. Cette galerie indépendante correspond à une branche isolée au centre supérieur du bloc, sans connexion (C4), elle présente un nœud de ramification duquel part une branche de 16 mm de long.

➤ **Galerie 7 (G7)**

Galerie moyenne de 5.2 mm de diamètre moyen et de 77 mm de longueur. Son volume est de 1.6 cm³. Elle est orientée verticalement avec une tortuosité de 1.17 mm/mm. Elle est située dans le tiers inférieur, et connectée avec la base du bloc (continuité C3), sans présenter de ramification.

□ **Attribution des galeries à l'activité d'une espèce lombricienne**

Les données relatives aux lombriciens récoltés au-dessus du bloc sont reportées dans le tableau 39.

Tableau 39 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au-dessus du bloc ROML11i

Catégorie écologique	Endogés		Anéciques
Espèce	<i>A. c. caliginosa</i>	<i>A. icterica</i>	<i>L. terrestris</i>
Stade	Juvenile	Adulte	Juvenile
Abondance (nb.)	1	1	2
Biomasse (g.)	0.089	0.659	0.414

Compte tenu des vers présents, les galeries G4, G5, G6 pourraient être associée à l'activité soit d'un des juvéniles de *L. terrestris* (qui présente un diamètre corporel moyen de 3 mm), soit à l'activité d'*A. icterica* qui au stade adulte présente un diamètre corporel moyen de 3.5 mm. La description morphologique du réseau d'*A. icterica* n'est pas suffisamment documentée pour pouvoir appuyer cette hypothèse, les travaux de Jeanson (1966) abordant le réseau créé par *A. icterica* essentiellement en fonction de leur profondeur et de la taille des pores ; cependant les travaux portant sur les endogés confirment l'orientation horizontale à sub-horizontale de ces galeries ainsi que leur caractère discontinu dû aux dépôts de déjections, ce qui est en accord avec nos observations. En ce qui concerne *L. terrestris*, l'orientation verticale de leur galerie décrite dans la bibliographie (Joschko *et al.*, 1989 ; Pitkänen & Nuutinen, 1997 ; Shipitalo & Butt, 1999), permet de leur attribuer la galerie G4. La localisation limitée aux premiers centimètres du sol, pourrait s'expliquer par les modifications comportementales liées à la présence de *A. c. caliginosa* (Jégou *et*

al.,2001). Cependant, cette dernière hypothèse reste encore à vérifier car les travaux portant sur les interactions entre ces deux espèces n'ont pour le moment été réalisées qu'en microcosme.

En ce qui concerne les galeries G1 et G2, aucun vers de taille suffisante pour créer ces galeries n'a été récolté sur la zone. Les hypothèses précédemment posées (§ 2.213) sont ici aussi envisageables: fuite latérale ou en profondeur des individus, ou vestige d'une activité passée. Cette dernière hypothèse pourrait expliquer la morphologie de la galerie 1, avec cette connexion de deux petites galeries sur une galerie plus grosse.

3.222 Maïs rang - bloc : R0ML21r

Le bloc de sol "R0ML21r" correspond au bloc de sol prélevé sur le site de Rennes, sur le maïs, dans la seconde répétition, sous le rang de maïs et sur les 0-25 cm de profondeur.

□ Caractérisation des galeries

Parmi l'ensemble du réseau poral, dix galeries ont pu être individualisées (figures 53).

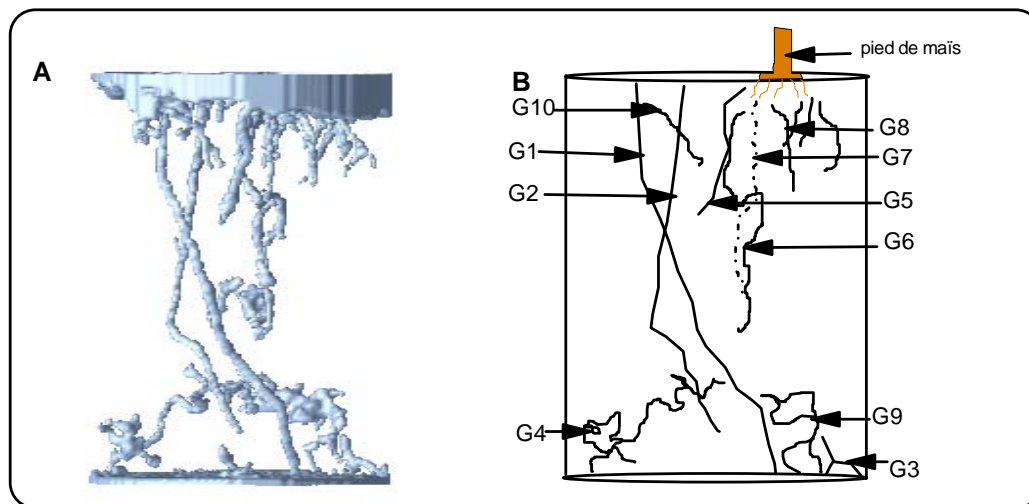


Figure 53 : Représentation du réseau poral observé en maïs sous le rang, deuxième répétition, 0-25 cm de profondeur (Rennes).
A : image volumique ; B : schéma

➤ Galerie 1 (G1)

Grosse galerie de 7 mm de diamètre et de 260 mm de longueur. Son volume est de 10 cm³. Elle est d'orientation sub-verticale (inclinaison 70 °) et présente une faible tortuosité 1.05 mm/mm. Elle est observée sur toute la hauteur du bloc et est ouverte aux deux extrémités du bloc (continuité C1). Elle ne présente aucun embranchement.

➤ Galerie 2 (G2)

Grosse galerie de 5.2 mm de diamètre et de 300 mm de longueur. Son volume est de 6.4 cm³. Elle est d'orientation verticale, puis secondairement sub-verticale et présente une tortuosité de 1.3 mm/mm. Elle est observée sur toute la hauteur du bloc mais n'est connectée qu'à la surface du bloc (continuité C2). Elle ne présente aucun embranchement.

➤ **Galerie 3 (G3)**

Grosse galerie de 7.5 mm de diamètre et de 51 mm de longueur. Son volume est de 2.2 cm³. Elle est localisée dans les 4 centimètres inférieurs du bloc. Elle présente une orientation verticale, puis sur ses 2/3 de longueur une orientation verticale. Cette modification d'orientation pourrait être liée à une modification de la compaction du sol, notamment la présence de la semelle de labour (Schröder *et al.*, 1995). Elle est connectée en deux points à la base du bloc (continuité C3) et présente un taux de branchement de 1. Sa localisation à la base du bloc ainsi que sa discontinuité, suggèrent que cette galerie soit le fragment d'une ancienne galerie.

➤ **Galerie 4 (G4)**

Galerie moyenne de 3.9 mm de diamètre et de 100 mm de longueur. Son volume est de 1.2 cm³. Sa localisation est limitée aux 8 centimètres inférieurs du bloc. Elle présente une double orientation : sub-verticale sur ses 2/3 elle est ensuite verticale. Elle a une tortuosité de 1.4 mm/mm. Elle n'est connectée qu'à la base du bloc (continuité C3). Elle possède une logette d'estivation. Elle présente deux nœuds de ramification desquels partent une branche de 15 mm de longueur moyenne (taux de branchement : 2).

➤ **Galerie 5 (G5)**

Grosse galerie de 7.5 mm de diamètre, et de 80 mm de longueur. Son volume est de 3.5 cm³. Elle est située dans le tiers supérieur du bloc et d'orientation verticale. Elle présente une tortuosité nulle. Elle n'est connectée qu'à la surface du bloc (continuité C2). Elle ne présente aucune ramification.

➤ **Galerie 6 (G6)**

Galerie moyenne de 3.8 mm de diamètre, et de 215 mm de longueur. Elle est d'orientation verticale, mais présente un décrochement horizontal à sa moitié. Sa tortuosité est de 1.4 mm/mm. Elle n'est connectée qu'à la surface du bloc (continuité C2) et ne présente aucune ramification.

➤ **Galerie 7 (G7)**

Galerie moyenne de 4.2 (3.8) mm de diamètre, et de 130 mm de longueur. Son volume est de 1.8 cm³. Elle est d'orientation verticale, sans tortuosité (T1). Elle n'est connectée qu'à la surface du bloc (continuité C2) et ne présente aucune ramification.

➤ **Galerie 8 (G8)**

Galerie moyenne de 6.5 mm de diamètre, et de 35 mm de longueur. Son volume est de 1.2 cm³. Elle est d'orientation verticale, de tortuosité 1.05 mm/mm. Elle n'est connectée qu'à la surface du bloc (continuité C2) et présente aucune ramification. Cette galerie est positionnée au niveau du pied de maïs et est accompagnée de plusieurs autres galeries de petits diamètres.

➤ **Galerie 9 (G9)**

Galerie moyenne de 4.2 mm de diamètre, et de 55 mm de longueur. Elle est localisée dans les derniers centimètres du bloc de sol et est connectée à la base du bloc en deux points (continuité C3). Elle est d'orientation sub-verticale à verticale et possède une tortuosité de 1.3 mm/mm. Elle ne présente pas de ramification, mais possède une logette d'estivation.

➤ **Galerie 10 (G10)**

Galerie moyenne de 4 mm de diamètre, et de 40 mm de longueur. Elle est localisée dans les premiers centimètres du bloc de sol et est connectée à la surface (continuité C2). Elle est d'orientation sub-verticale, possède une tortuosité de 1.04 mm/mm et ne présente aucune ramification.

□ Attribution des galeries à l'activité d'une espèce lombricienne

Les données relatives aux lombriciens récoltés au-dessus du bloc sont reportées dans le tableau 40.

Tableau 40 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au-dessus du bloc R0ML21r

Catégorie écologique	Endogés		Anéciques		
Espèce	<i>A. c. caliginosa</i>	<i>L. terrestris</i>	<i>L. r. rubellus</i>		<i>A. giardi</i>
Stade	Adulte	Juvénile	Adulte	Juvénile	Adulte
Abondance (nb.)	1	2	1	1	1
Biomasse (g.)	0.41	0.7496	0.5688	0.3024	4.4

Compte tenu du diamètre moyen des galeries identifiées et des localisations respectives des galeries et des lombriciens, les galeries G1, G3 et G5 correspondraient à l'activité de l'anécique *A. giardi* au stade adulte (diamètre moyen : 6.5 mm) ; alors que la galerie G2 serait associée à l'activité de *L. r. rubellus* qui présente un diamètre corporel de 4.5 mm.

L'orientation horizontale des galeries G4 et G9, ainsi que leur tortuosité caractérisent les réseaux de galeries créées par les espèces endogées (Lee & Foster, 1991) et notamment le réseau créé par *A. c. caliginosa* (Rogaar and Boswinkel, 1978). Bien que les travaux de Francis & Fraser (1998) indiquent que le réseau est homogène sur les 25 premiers centimètres du sol, nos observations confirment les travaux de Jégou et al. (2001) qui mettent en évidence qu'en présence d'*A. giardi*, le réseau d'*A. c. caliginosa* est plus profond. Cette attribution, est confortée par le diamètre corporel d'*A. c. caliginosa* qui est en adéquation avec le diamètre des galeries (diamètre corporel moyen : 4 mm).

En ce qui concerne les galeries G6, G7, G8 et G10, compte-tenu de leur localisation et de leur caractéristiques (diamètre, orientation, continuité), elles peuvent être reliées à l'activité des juvéniles épi-anéciques, *L. r. rubellus* ou *L. terrestris*.

3.223 Maïs rang – bloc : R0ML31r

Le bloc de sol "R0ML31r" correspond au bloc de sol prélevé sur le site de Rennes, sur le maïs, dans la troisième répétition, sous le rang de maïs et sur les 0-25 cm de profondeur.

□ Caractérisation des galeries

Parmi l'ensemble du réseau poral, trois galeries ont pu être individualisées, ainsi que quelques autres galeries (figures 54).

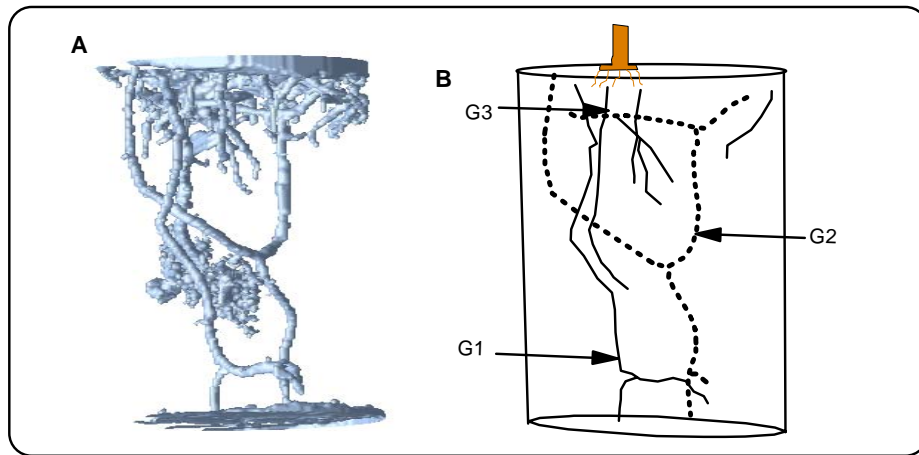


Figure 54 : Représentation du réseau poral observé en maïs sous le rang, troisième répétition, 0-25 cm de profondeur (Rennes).
A : image volumique; B : schéma

➤ Galerie 1 (G1)

Grosse galerie de 6.8 mm de diamètre et de 283 mm de longueur. Son volume est de 4.6 cm^3 . Elle est d'orientation verticale et présente une tortuosité 1.13 mm/mm . Elle est observée sur toute la hauteur du bloc. Elle est connectée en un point à la surface du bloc et à la base (continuité C1). Elle présente un nœud d'embranchement à partir duquel part une branche sub-horizontale de 62 mm.

➤ Galerie 2 (G2)

Grosse galerie de 7 (mm)mm de diamètre moyen. Elle est caractérisée par une forme générale de type "Y" et d'orientation verticale. Sa longueur totale est de 495 mm (volume total 20.7 cm^3). Elle possède trois nœuds d'embranchement : l'un proche de la surface, l'autre à mi-hauteur du bloc de sol subdivise une seconde fois la galerie en deux, et enfin un dernier localisé à 3 cm de la base et à partir duquel part une branche de 23 mm. Cette galerie est connectée en haut et en bas du bloc (continuité C1), mais bien qu'étendue sous la surface, elle ne présente que deux points de connexion avec la surface, localisés à proximité ou dans la zone très poreuse, liée au pied de maïs. Elle est d'orientation verticale et présente une tortuosité de $T = 1.5 \text{ mm/mm}$.

➤ Galerie 3 (G3)

Grosse galerie de 7.2 mm de diamètre moyen, et de longueur 141 mm. Son volume est de 5.7 cm^3 . Elle est d'orientation verticale et présente une tortuosité de 1.03 mm/mm . Elle est observée sur un peu plus de la moitié supérieure du bloc, elle est connectée avec la surface (continuité C2). Elle ne présente aucun nœud d'embranchement.

Un nombre important de galeries de diamètre moyen est observé dans les premiers centimètres du sol et localisé au niveau du pied de maïs.

□ Attribution des galeries à l'activité d'une espèce lombricienne

Les données relatives aux lombriciens récoltés au-dessus du bloc sont reportées dans le tableau 41.

Tableau 41 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au-dessus du bloc R0ML31r

Catégorie écologique	Anéciques
Espèce	<i>L. terrestris</i>
Stade	Juvénile
Abondance (nb.)	2
Biomasse (g.)	3.3284

Compte tenu du diamètre moyen des galeries identifiées, et de l'adéquation entre la localisation des galeries et des lombriciens prélevés, les galeries G1, G2 et G3 correspondent aux réseaux créés par les épi-anéciques juvéniles de *L. terrestris*. Bien que ces derniers soient au stade juvénile, les deux individus présents ont des diamètres corporels de 6 mm. Cette attribution est confirmée par les descriptions des galeries réalisées par cette espèce (grande continuité, faible taux de branchement, orientation verticale). Cet exemple nous permet cependant d'apprécier la variabilité morphologique des galeries créées par des individus de la même espèce et étant au même stade de développement.

4. Discussion

L'utilisation de la tomographie aux rayons X dans l'étude en 3 dimensions des réseaux de galeries est aujourd'hui reconnue comme étant un outil performant pour la caractérisation morphologique des réseaux et est de plus en plus régulièrement employée (Joschko *et al.*, 1991 ; Daniel *et al.*, 1997 ; Langmaack *et al.*, 1999 ; Capowiez 2000 ; Jégou *et al.*, 1999, 2001 ; Francis *et al.*, 2001 ; Capowiez *et al.*, 1998, 2000, 2001 ; Bastardie *et al.* 2002). Cependant, si la plupart de ces études sont réalisées sur des sols reconstitués, rares sont les études intégrant la forte hétérogénéité observée *in situ* (Langmaack *et al.*, 1999 ; Capowiez *et al.*, 2000). De fait, dans notre étude menée en plein champ, l'hétérogénéité structurale du sol associée à une forte densité porale, ne nous pas permis d'étudier l'ensemble des situations souhaitées et d'individualiser de manière systématique au sein des blocs de sols, les galeries générées par les lombriciens.

En revanche, **l'utilisation en tomographie de la méthode spiralée avec un pas de 1 mm nous a permis d'avoir accès avec une précision importante à la morphologie et à l'organisation spatiale des galeries lombriciennes.** De plus, le fait d'avoir préalablement déterminé les lombriciens présents sur le bloc de sol étudié, nous a permis d'associer des caractéristiques porales à l'activité d'un individu, défini par son espèce et son stade de développement (adulte, juvénile).

Ainsi, cette étude en milieu naturel nous permis de préciser les caractéristiques morphologiques des galeries créées par certaines espèces : *Lumbricus friendi*, *Lumbricus r. rubellus*, *Aporrectodea nocturna*, *Lumbricus terrestris*, , *Aporrectodea longa* et *Aporrectodea giardi* et dans une moindre mesure par *Aporrectodea c caliginosa*.

En ce qui concerne les galeries créées par *Lumbricus friendi*, leur description n'était jusqu'à ce jour pas documentée dans la littérature. Notre étude a permis d'apporter un premier éclairage sur le réseau créé par cette espèce. Le réseau est constitué par des galeries peu nombreuses, 1 à 2 galeries par individu, leur diamètre peut atteindre 7 mm. Lorsqu'elles sont observées dans leur globalité, elles sont longues (leur longueur étant dans ce cas limitée à la taille du bloc) et avec un volume poral important, continues et ouvertes à la surface du bloc. D'orientation assez diverse, elles présentent une très faible tortuosité et sont généralement peu ramifiées. L'ensemble de ces caractéristiques morphologiques rapproche la galerie créée par *L. friendi* de celle créée par *L. terrestris* tant pour ses aspects de continuité, de faible taux de branchement et d'interconnectivité (Schwert, 1990 ; Edwards & Bohlen, 1996 ; Jégou *et al.*, 2001), que pour son orientation verticale (Joschko *et al.*, 1989 ; Shipitalo & Butt, 1999). Tout comme les galeries créées par *L. terrestris*, celles créées par *L. friendi* présentent un caractère permanent, lié au faible nombre de galeries par individu, à l'ouverture en surface et à leur continuité (Lee & Foster, 1991 ; Schröder *et al.*, 1995). *L. friendi* utilise donc en permanence ses ou sa galerie(s). L'ouverture à la surface d'une telle galerie ainsi que l'importance de son diamètre et son orientation verticale, seront autant de facteurs favorisant les flux d'eau et d'air dans le sol.

L'augmentation de la diversité biologique et notamment la présence d'*A. c. caliginosa* ne modifie pas la morphologie des réseaux de galeries créés par *L. friendi*, contrairement à ce qui est observé en présence de *L. terrestris* (Jégou *et al.*, 2001). Ceci tend à montrer des différences de comportement entre les deux espèces de *Lumbricus* lorsque ces dernières sont soumises à une contrainte interspécifique.

Des études supplémentaires seraient toutefois nécessaires pour confirmer l'ensemble de ces résultats et notamment dans le but d'améliorer les connaissances de la variabilité morphologique liée au stade de développement suggérée dans cette étude.

Bien que l'activité de *L. r. rubellus* soit généralement reconnue comme étant plus importante dans les 10 premiers centimètres du sol (Francis & Fraser, 1998), notre étude confirme la possibilité pour cette espèce de creuser jusqu'à 25 cm de profondeur (Schwertz, 1990 ; Francis and Fraser, 1998), ce qui confirme son appartenance à la catégorie écologique des épi-anéciques et non des épigés. Notre étude renforce aussi les observations de Francis *et al.* (2001), sur la longueur pouvant être atteinte par les galeries ; en effet, bien que selon ces auteurs, *L. r. rubellus* dépose de 56 à 64 % de ses déjections dans les galeries, notre étude a montré que les galeries pouvaient atteindre jusqu'à 300 mm de longueur. La reconstitution en 3D et les quantifications permettent d'ajouter que ces galeries peuvent être continues et ouvertes à la surface du sol, qu'elles sont peu, ou non ramifiées, qu'elles peuvent atteindre 6,5 mm de diamètre et qu'elles sont verticales à sub-verticales avec une très faible tortuosité.

Pour *A. nocturna*, les caractéristiques de la seule galerie que nous ayons observée sont en accord avec les observations répertoriées, à savoir un taux de branchement faible, une ouverture à la surface (Daniel *et al.*, 1997 ; Capowiez 2000 ; Capowiez *et al.*, 2001). Cependant, concernant la continuité ou l'orientation, compte tenu du faible nombre d'observations réalisées dans notre étude, nous nous garderons de faire plus de commentaires. Une réserve identique est faite pour les galeries d'*Allolobophora icterica*.

Pour les galeries créées par *L. terrestris*, nous n'avons pu observer que des galeries associées à l'activité de juvéniles (diamètres des galeries variant de 3,4 à 7,3 mm). Grâce à la forte disparité pondérale entre les différents individus et notamment la présence de juvéniles de grosse taille, nous avons pu cependant clairement identifier leurs réseaux de galeries. Ainsi, dans le cadre de nos observations, les ouvertures à la surface du bloc, la continuité des galeries et la présence d'une voire

de deux galeries par individu nous ont permis de confirmer le caractère permanent généralement attribué à l'espèce (Lee & Foster, 1991 ; Joschko *et al.*, 1989 ; Schröder *et al.*, 1995 ; Jégou *et al.*, 1998). Nos travaux ont permis de confirmer une forte hétérogénéité de l'orientation de la galerie, qui sont préférentiellement verticales, mais qui peuvent présenter des sections plus inclinées, voire sub-horizontales, y compris pour une même galerie. Ces observations complètent celles de Joschko *et al.* (1989) et Schröder *et al.* (1995) pour l'orientation généralement verticale et les études de Shipitalo & Butt (1999) pour l'hétérogénéité d'orientation. Contrairement aux observations réalisées en microcosmes où les galeries étaient faiblement ramifiées (Jégou *et al.*, 1999), dans nos conditions d'étude ces galeries pouvaient atteindre un taux de ramification de 4. De même, la localisation superficielle des galeries observées en microcosme (Jégou *et al.*, 1999) n'est pas confirmée par nos observations de terrain, le réseau de galeries de *L. terrestris* pouvait atteindre au moins 25 cm de profondeur, comme l'avait précédemment observé d'autres auteurs (Rogaar et Boswinkel, 1978 ; Lee, 1985 ; Pitkänen & Nuutinen, 1996 ; Shipitalo & Butt, 1999). De plus, l'observation du réseau sur l'ensemble du profil ayant été réalisée sous le maïs du site de Rennes (pauvre teneur en matière organique), notre étude met en évidence que la localisation du réseau sur l'ensemble du profil n'est conditionnée ni par la richesse trophique ni par la localisation à la surface du sol de la ressource alimentaire. Au-delà des contraintes trophiques, l'utilisation de la galerie comme abri et le besoin de trouver des conditions favorables notamment vis à vis des contraintes d'humidité du sol justifie la création de galeries en profondeur (Bouché, 1972 ; Kretzschmar, 1982). La présence d'un pied de maïs n'est cependant pas sans conséquence, augmentant le nombre de points de connexions avec la surface. Bien que les caractéristiques générales soient communes à l'ensemble de nos observations, nous avons aussi montré la variabilité pouvant exister au sein d'une même modalité (ROML31r). De fait, les comportements individuels constituent une source de variations morphologiques qu'il faudra intégrer dans le cadre d'une modélisation.

Pour les galeries créées par *A. giardi*, notre étude a mis en évidence leur forte continuité, leur orientation est extrêmement variable, leur tortuosité peut être forte et leur taux de branchement faible. Ces observations confortent partiellement celles obtenues en microcosmes en ce qui concerne la variabilité de l'orientation et le taux de branchement (Jégou *et al.*, 1999 ; Jégou *et al.*, 2001 ; qui observe une orientation tant horizontale que verticale des galeries, leur caractère temporaire et leur fort taux de branchement), mais sont en accord avec d'autres travaux (Bastardie, 2003 ; qui met en évidence le caractère permanent de la galerie). Cependant, aucune autre description n'ayant été réalisée sur le terrain, de nouvelles études semblent donc nécessaires.

Cette étude a permis de mettre en évidence des différences inter-spécifiques peu documentées jusqu'à présent, comme la variabilité de la tortuosité qui peut être faible chez *L. friendi* et *L. rubellus* et plus importantes chez *L. terrestris* et *N. giardi* par exemple. Au-delà des variations inter-spécifiques déjà mises en évidence par quelques travaux, cette étude réalisée en milieu naturel a permis d'observer des différences intra-spécifiques dans les architectures des réseaux de galeries. Ainsi, le stade de développement de l'animal (estimé ici par le diamètre de la galerie et confirmé par sa capture en surface) semble influencer fortement la variabilité de l'orientation et, dans une moindre mesure, le taux de branchement de la galerie. Les futures recherches devraient s'orienter sur cette piste et placer le stade de développement au centre des expérimentations. De manière complémentaire, des travaux sur le comportement et la physiologie des vers au stade juvénile, voir à des âges différents au sein même des juvéniles, devraient apporter des observations originales sur l'évolution de l'architecture des réseaux de galeries au cours du développement de l'individu.

Un autre apport de cette étude en milieu naturel a été de pouvoir apprécier la variabilité des réseaux en fonction des contextes pédo-climatiques et de l'hétérogénéité des habitats ; en revanche **aucune différence significative n'a pu être établie entre les systèmes cultureaux**. Cette similarité de la bio-porosité entre maïs et prairies avait déjà été observée lors de la quantification en 2D (au Chapitre 3) et s'explique par les modification du comportement des individus en liaison avec les ressources trophiques disponibles (plus faibles sous maïs) qui induisent des activités fouisseuses différentes (Jeanson, 1968 ; Martin, 1982). En revanche, des différences significatives ont été observées entre les sites de Rennes (volume poral plus faible) et de Quimper (plus fort). Ce résultat est en contradiction avec nos observations réalisées en 2D (Chapitre 3). Cette différence peut être liée à une surestimation de la porosité sur le site de Quimper, due à la texture sablo-limoneuse du sol. Malgré un seuillage supérieur appliqué aux échantillons de Quimper lors de la tomographie aux rayons X, une partie des grains de quartz peuvent avoir été inclus dans le calcul de la porosité. Des études méthodologiques complémentaires s'avèrent donc nécessaires afin d'apprécier l'influence de textures différentes sur les mesures de porosité.

En comparant les réseaux de galeries sous maïs dans un même contexte pédo-climatique, ici le site de Rennes, **le nombre de galeries tubulaires de fort diamètre est apparu plus important sous le rang que dans l'inter-rang**. Ce résultat confirme les estimations de la porosité faites en 2 dimensions (voir Chapitre 3). Ces différences entre rang et inter-rang (déjà soulignées par Binet, 1993) ont été reliées à l'amélioration des conditions environnementales liées au pied de maïs. En effet, le rang de maïs présente sans doute un attrait important, du fait de la plus forte humidité et de ressources trophiques potentielles. Ces observations mériteraient d'être confirmées sur un plus grand nombre d'échantillons et dans une plus grande gamme de situations écologiques.

Enfin, dans le cadre de cette étude, nous avons eu l'occasion d'**observer des galeries malgré l'absence de lombriciens**. Plusieurs hypothèses ont été posées pour l'expliquer, notamment l'abandon de la galerie par l'animal. Cet abandon pourrait avoir comme raison majeure la nécessité de quitter un environnement défavorable (ressources trophiques, conditions d'humidité) ou la recherche d'un partenaire pour la reproduction (Butt & Nuutinen, 2002). Quelle que soit la raison, la galerie abandonnée deviendra un lieu de développement préférentiel pour les racines (Jacot, 1936), ou encore pourra être reprise par d'autres lombriciens. Cette dernière hypothèse a été évoquée par Bouché (1972) mais n'a jamais été réellement étudiée. Cette reprise potentielle des galeries, voire la cohabitation de plusieurs individus a été suggérée dans notre étude par l'observation de galeries de petit diamètre connectées à une galerie de diamètre très supérieur. Des études complémentaires devraient donc être entreprises pour documenter **ces relations inter-individuelles simultanées ou décalées dans le temps** ne sont pour l'instant que peu renseignées par la bibliographie.

Chapitre 5

Influence des interactions entre la biodiversité lombricienne et les caractéristiques morphologiques des galeries sur le fonctionnement hydrique

Chapitre 5

Influence des interactions entre la biodiversité lombricienne et les caractéristiques morphologiques des galeries sur le fonctionnement hydrique

1. Introduction

L'eau ressource fondamentale

Ce n'est que récemment que l'homme a pris conscience des conséquences de la dégradation de la qualité de l'eau, élément indispensable à sa survie et au fonctionnement de tout écosystème (Dajoz, 1996 ; Levêque, 2001). Les ressources en eau potable au niveau planétaire se sont avérées limitées (Dajoz, 1996), notamment par l'augmentation de la pression sur cette ressource et aux problèmes qualitatifs liés aux pollutions industrielles du début du XX^{ème} siècle et à l'urbanisation croissante et au développement de l'agriculture intensive (Cheverry, 1998 ; Neveu *et al.*, 2001). De fait, l'eau est devenue un véritable enjeu économique, social, voire politique. Ainsi comme la gestion de la ressource en eau et de ses usages, la préservation et la restauration de la qualité des eaux continentales sont maintenant des enjeux reconnus par tous (Levêque, 2001).

Assurer la qualité de la ressource en eau c'est d'abord maîtriser sa dégradation dans la toute première phase de son cycle : dans les sols (Cheverry, 1998 ; Neveu *et al.*, 2001). Définie à l'échelle du bassin versant, cette connaissance devrait permettre d'orienter la gestion paysagère dans le but de minimiser les pollutions en intégrant les activités agricoles, industrielles et humaines dans les modes de gestion de cette ressource (Cheverry, 1998 ; Burel & Baudry, 1999).

Paramètres influençant l'infiltration

L'infiltration, processus de pénétration d'un fluide dans les interstices d'un corps solide, est influencée notamment par la structure du sol. Parmi la porosité grossière, l'importance des pores d'origine biologique est maintenant reconnue, et s'intéressant aux galeries d'origine lombricienne de nombreux travaux ont mis en évidence que ces galeries pouvaient constituer des voies d'écoulement préférentiel (Ehlers, 1975 ; Bouma *et al.*, 1982 ; Edwards *et al.*, 1990 ; Schröder *et al.*, 1995 ; Lightart, 1996 ; Bouché & Al-addan, 1997 ; Shipitalo & Butt, 1999).

L'influence des réseaux de galeries lombriciennes sur le fonctionnement hydrique des sols dépend de leurs caractéristiques morphologiques et structurales (Joschko *et al.*, 1989).

Dans le chapitre précédent (Ch. 4), nous avons caractérisé en 3 dimensions la morphologie du réseau de galeries créé par les lombriciens. Les recherches ayant trait aux relations morphologie-fonctionnement du sol identifient parmi l'ensemble des paramètres morphologiques descriptifs, ceux influençant les processus de transfert dans les sols : le volume de la galerie ou du réseau (Constantinides & Payatakes, 1989 ; Bouché & Al-addan, 1997 ; Shipitalo & Butt, 1999 ; Francis & Fraser, 1999), la longueur moyenne ou totale des galeries ou du réseau (Smettem, 1986 ;

Constantinides & Payatakes, 1989 ; Joschko *et al.*, 1989 ; Bouché & Al-addan, 1997 ; Shipitalo & Butt, 1999), le diamètre des galeries (Edwards *et al.*, 1979 ; Lopes-Assad, 1987 ; Constantinides & Payatakes, 1989 ; Roth & Joschko, 1991 ; Shipitalo & Butt, 1999), le nombre de pores ou de galeries (Constantinides & Payatakes, 1989 ; Francis & Fraser, 1999), la profondeur (Edwards *et al.*, 1979 ; Shipitalo & Butt, 1999), la continuité (West *et al.*, 1991 ; Urbanek & Dolezal 1992 ; Mc Coy *et al.*, 1994 ; Ligthart, 1996 ; Alaire-Leaung, 2000), l'ouverture à la surface (West *et al.*, 1991 ; Urbanek & Dolezal 1992 ; Ligthart, 1996), l'interconnectivité entre les galeries (Constantinides & Payatakes, 1989 ; West *et al.*, 1991 ; Urbanek & Dolezal 1992 ; Ligthart, 1996), la connectivité (Mc Coy *et al.*, 1994 ; Bastardie *et al.*, 2002), la tortuosité (Constantinides & Payatakes, 1989 ; Bouché & Al-addan, 1997 ; Alaire-Leaung, 2000 ; Bastardie *et al.*, 2002), la sinuosité (Bastardie *et al.*, 2002).

L'objectif de ce travail est de préciser le lien existant, entre la structure du sol, les acteurs générant cette structure et la conductivité hydraulique.

Nous étudierons plus particulièrement la relation existant entre les conductivités hydrauliques mesurées et les densités et biomasses des peuplements lombriciens.

Nous ferons le lien entre les caractéristiques morphologiques des réseaux de galeries et les valeurs de conductivités hydrauliques mesurées. Puis dans la mesure où dans le chapitre précédent (Ch. 4) nous avons pu caractériser de manière plus précise la morphologie de certaines galeries, nous ferons le lien entre ces morphologies et les mesures de conductivité

Ce travail doit nous permettre *in fine* d'identifier les paramètres descripteurs des galeries les plus discriminants dans l'explication des valeurs de conductivité hydraulique obtenues dans les différentes modalités.

Méthodes d'appréciation de l'infiltration

Dans le cadre de notre étude nous avons choisi d'apprécier l'infiltration *via* la mesure de la conductivité hydraulique à saturation (K_{sat}) qui est définie par la capacité d'un sol saturé à laisser s'écouler l'eau.

La conductivité hydraulique peut être mesurée par plusieurs méthodes, directement au champ ou au laboratoire ; dans notre cas, la mesure est faite au laboratoire sur les blocs de sols non remaniés. Quelles que soient les méthodes, les mesures sont basées sur une application directe de la loi de Darcy. Le principe consiste à appliquer une différence de pression hydraulique sur la colonne de sol et à mesurer le flux d'eau qui en résulte (le principe est développé dans le paragraphe matériel et méthode).

Afin de déterminer l'impact de la structure et notamment de la porosité du sol sur son fonctionnement hydrique, un certain nombre de modèles ont aussi été mis au point (Ehlers, 1975 ; Edwards *et al.*, 1979 ; Smettem & Collis-George, 1985 ; Beven & Clarke ; 1986 ; Smettem, 1986 ; Wang *et al.*, 1994 ; Perrier *et al.*, 1995 ; Delerue, 2001). Selon Shipitalo & Butt (1999), bien que l'évaluation de ces modèles soit limitée, les résultats du modèle de Smettem (1986) qui se base sur l'application de la loi de Poiseuille, sont en accord avec l'infiltration de macropores artificiels et naturels. D'un autre côté, alors que le modèle de Wang *et al.* (1994) prédit de manière satisfaisante la conductivité hydraulique à saturation des macropores liés à l'activité des fourmis, le modèle n'apparaît plus aussi performant lors de l'étude de galeries lombriciennes.

Plus récemment, les travaux de Delerue (2001) ont permis la mise au point, à partir des travaux de Perrier (1995), d'un modèle de fonctionnement hydrodynamique des sols liés à la structure géométrique des réseaux de pores, toutes origines et tailles confondus.

La fin de ce chapitre sera consacrée à la comparaison des valeurs de conductivité hydraulique mesurées au laboratoire et des valeurs simulées par le modèle développé par Delerue (2001), dans le but d'apprécier l'applicabilité de ce modèle aux macropores d'origine lombricienne.

2. Matériel et méthode

2.1 Mesure de la conductivité hydraulique

Les différentes étapes aboutissant aux mesures de conductivité hydraulique sont illustrées sur la figure 55.

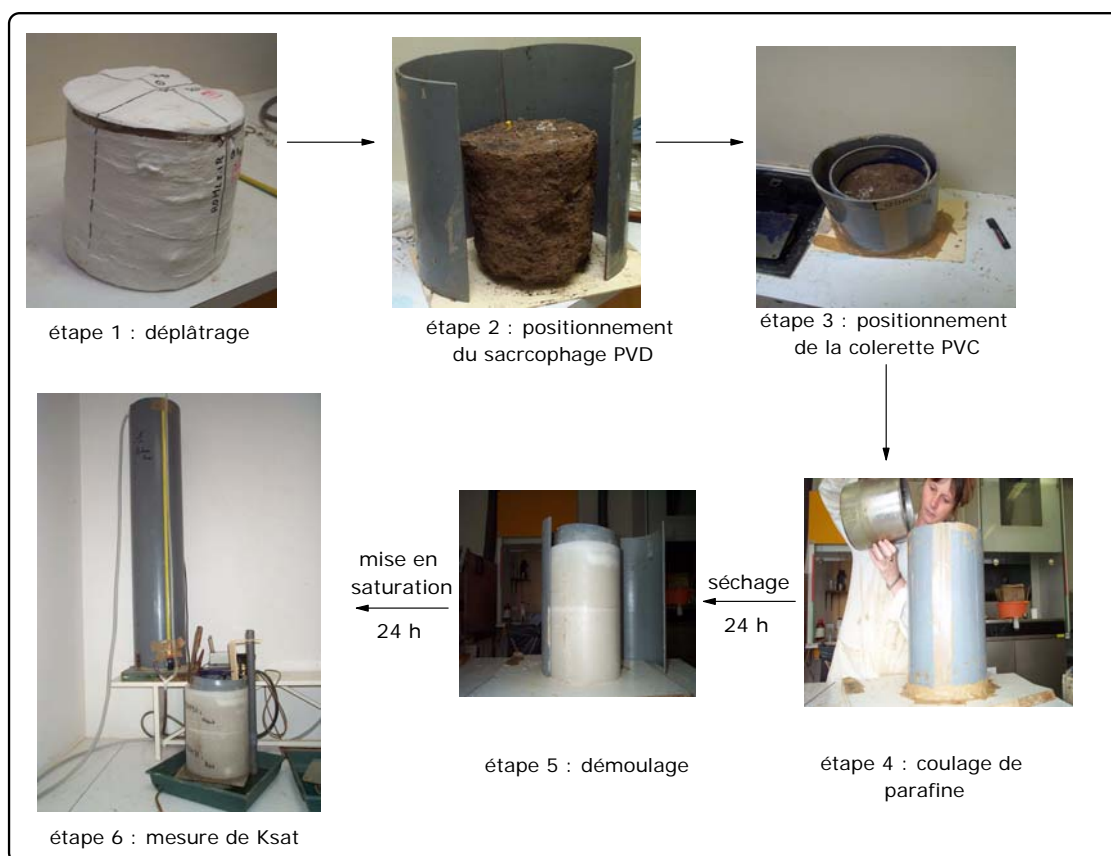


Figure 55 : Etapes de travail sur les blocs de sols pour réaliser les mesures de conductivité à saturation (K_{sat})

Après le passage au scanner (CHU, Rennes), les blocs de sol non remaniés sont rapportés au laboratoire de Sciences du Sol de l'INRA de Rennes. Les risques de perturbations physiques lors du transport sont minimisés en plaçant les blocs, protégés par du film à bulle, dans des cuvettes en PVC.

Au laboratoire, le bloc est déplâtré ; le film plastique est ôté. Le bloc est placé dans un sarcophage en PVC, et une collerette en PVC est posée à sa surface afin de pouvoir appliquer une charge d'eau lors des mesures de conductivité. Le bloc est ensuite moulé dans de la paraffine (figure 55) qui est coulée sous forme liquide ce qui assure une bonne adhésion avec le sol³⁵ (la paraffine définit un moule de 2 cm d'épaisseur).

Après séchage pendant 24 heures à température ambiante, le bloc est démoulé puis mis à saturation pendant 24 heures. Les mesures sont réalisées à la suite de ces 24 heures : les blocs de sol sont posés sur une grille qui permet un écoulement libre de l'eau à la base du bloc, tout en empêchant la dégradation de la base.

Les mesures de conductivité hydraulique sont réalisées en appliquant la méthode du perméamètre à charge constante appliquée à des échantillons non remaniés. Elle repose sur l'application directe de la loi de Darcy à une colonne de section constante et consiste après la mise en saturation d'un échantillon à mesurer le flux d'eau stable à la sortie.

L'installation permettant la mesure comprend : un détecteur capacitif constitué d'un flotteur, une électrovanne, un réservoir d'eau en PVC sur l'extérieur duquel est accolé un tube de plastique associé à un repère métrique qui permet d'apprécier le niveau atteint par l'eau dans le réservoir. Le détecteur capacitif commandant l'électrovanne, maintient le niveau d'eau constant au dessus du bloc de sol. La charge hydraulique est maintenue constante par une arrivée d'eau se faisant par le dessus. Le niveau d'eau du réservoir est mesuré toutes les 15 minutes pendant une durée minimale de 4 heures. Après s'être assuré que la stabilité du flux est bien atteinte, les 10 dernières valeurs sont moyennées définissant ainsi la valeur du K_{sat} du bloc de sol.

Mesure de la conductivité hydraulique à saturation (K_{sat})

La conductivité à saturation est mesurée par l'application de la loi de Darcy :

$$q_{sat} = K_{sat} \frac{\Delta H}{L} = K_{sat} \frac{H_1 + L}{L}$$

$$K_{sat} = q_{sat} \frac{L}{H_1 + L} = \frac{V}{S} t \frac{L}{H_1 + L}$$

où q_{sat} : flux à saturation

V : Volume écoulé pendant le temps t

S : surface de l'échantillon

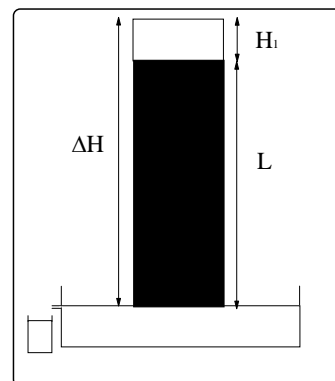


Figure 56 : Ecoulement de l'eau vers de bas dans un bloc de sol vertical saturé

2.2 Peuplement lombricien

Les valeurs d'abondances et de biomasses lombriciennes utilisées dans ce chapitre sont celles issues du chapitre 2. Contrairement au chapitre précédent (Ch. 4) où nous n'avons pris en compte que le peuplement "efficient" défini comme étant le peuplement pouvant créer une porosité observable au

³⁵ Afin d'éviter que la paraffine ne pénètre dans le bloc de sol par les galeries ouvertes sur le pourtour, l'ouverture de ces dernières est bouchée par une pellicule de terre.

terrain à l'œil nu, dans ce chapitre ci, nous tenons compte de l'ensemble du peuplement, chaque individu étant susceptible de modifier la porosité du sol et de ce fait son fonctionnement hydrique.

La relation existant entre la conductivité hydraulique et le peuplement lombricien est étudiée à deux niveaux, :

- nous étudierons la relation entre la conductivité du bloc de sol et les vers de terre récoltés juste au dessus de ce bloc (zone directe) ($1/16^{\text{ème}}$ m²).
- compte tenu des déplacements potentiels des individus dans le sol (notamment des endogés), nous nous intéresserons à la relation pouvant exister entre la conductivité hydraulique et les lombriciens récoltés dans une zone plus large correspondant à la zone directe associée à la zone périphérique. Cette zone d'une surface de 50 cm X 50 cm, est définie comme étant la "zone large" ($1/4$ m²).

De plus, au sein de la modalité maïs, compte tenu de la variabilité spatiale entre le rang et l'inter-rang, nous étudierons ces deux situations intra-système séparément (figure 57).

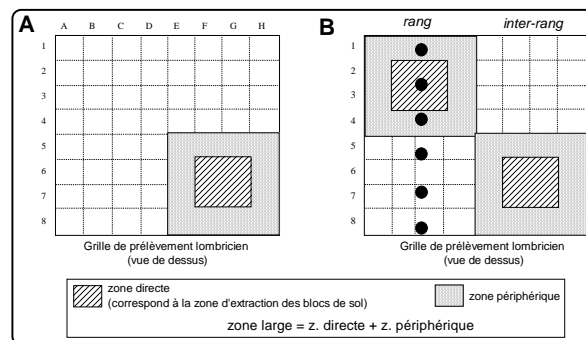


Figure 57 : définition des zones directes et des zones larges. A : sous prairie, B : sous maïs

La relation entre la conductivité hydraulique et le peuplement lombricien est étudiée en plusieurs étapes :

- en tenant compte de l'ensemble du peuplement lombricien,
- en tenant compte uniquement des endogés et des anéciques, sommés ou étudiés séparément. Le choix d'exclure les épigés de notre analyse se base sur le fait qu'ils ne creusent que peu ou pas de galeries (Bouché, 1972),
- en intégrant le stade de développement des individus (juvéniles et adultes).

Enfin, nous commenterons ces résultats au regard de la structure spécifique des peuplements.

2.3 Caractérisation du réseau poral

L'objectif de cette partie de l'étude étant d'apprécier la relation entre la morphologie porale et le fonctionnement hydrique du sol, notre attention se porte principalement sur le réseau poral effectif, c'est à dire permettant un écoulement de fluide à travers le bloc de sol.

L'étude de ce réseau poral effectif est réalisée de deux manières :

- en utilisant les données morphologiques du réseau acquises par la tomographie aux rayons X (principe développé dans le chapitre 4),

- en marquant la porosité fonctionnelle au bleu de méthylène.

2.31 Caractérisation morphologique issue de la tomographie aux rayons X

L'ensemble du réseau de galeries effectives, c'est-à-dire des galeries qui permettent un transfert de l'eau (galeries ouvertes à la surface du sol et déboutant à la base du bloc), est caractérisé globalement de manière automatique par l'application du modèle de segmentation développé par Delerue *et al.*, (1999).

Cette première approche nous permet d'apprécier la relation entre la conductivité à saturation et différents paramètres :

- volume de la porosité effective V_e (cm^3). Cette valeur mise en relation avec le volume de la porosité totale (V_t) permet d'apprécier le pourcentage de la porosité participant réellement à la conductivité hydraulique du sol,
- longueur totale des galeries effectives (L_T exprimée en cm),
- tortuosité (cm/cm), qui est défini dans cette étude par le rapport entre la longueur maximale du réseau et la distance entre les deux extrémités
- taux de branchement (par cm de réseau) : nombre de branchements divisé par la longueur totale du réseau. Ce taux de branchement correspond aussi à l'interconnectivité du réseau.
- inclinaison des segments définissant le réseau ($^\circ$). Elle est définie par rapport au plan horizontal. 5 classes sont créées : I0 [90-72 $^\circ$], I1 : [72-54 $^\circ$], I2 : [54-36 $^\circ$], I3 : [36-18 $^\circ$], I4 : [18-0 $^\circ$] sachant que pour la classe "0" , le pore est vertical, et pour la classe "4", le pore est horizontal,

De plus, afin de pouvoir apprécier l'influence spécifique des types de galeries que nous avons établies dans le chapitre précédent (chapitre 4), la conductivité hydraulique est mise en relation avec les caractéristiques morphologiques propres à chacune de ces galeries.

2.32 Marquage de la porosité fonctionnelle

Pour suivre les voies empruntées par l'eau au cours de sa circulation verticale, il existe divers traceurs : O_{18} , bleu de méthylène ($\text{C}_{16}\text{A}_8\text{ClN}_{35}.2\text{BO}$). Nous avons opté pour une solution colorée au bleu de méthylène (concentration 1g/l) en raison de la facilité du Bleu de méthylène à être absorbé par les particules du sol et de sa forte coloration générant un bon contraste. Le marquage par la solution colorée au bleu permet de mettre en évidence les circulations préférentielles de l'eau à travers les macropores (Bouma, 1984 ; Douglas, 1986) : seuls les pores générant des flux rapides sont teintés. Le bleu va donc permettre de visualiser les flux rapides et d'identifier les pores fonctionnels sur l'ensemble du bloc de sol.

2.4 Simulation de la conductivité

Le modèle de fonctionnement hydrique des sols développé par Delerue (2001) est décrit ici de manière succincte. Le logiciel permettant les simulations est accessible sur le site : <http://www.bondy.ird.fr/~delerue/DXSoil/demo/>.

Principe du modèle

Le réseau poral consiste en un ensemble d'objets "pores", reliés entre eux afin de décrire la connectivité du réseau (la reconstruction de ce réseau en 3 dimensions est développée dans le chapitre 4). Une conductivité locale est appliquée à chacun de ces pores et la conductivité matricielle est donnée comme nulle. La conductivité locale des pores dépend de la géométrie, de la forme et de la taille du pore et correspond à l'inverse à sa résistance hydraulique. Dans le cas présent, la conductivité locale est calculée à partir de la loi de Poiseuille appliquée à un écoulement dans un tube capillaire de longueur L et de rayon r (le tube capillaire représente le pore dans notre cas) :

$$(1) \quad q = \frac{\pi \cdot r^4}{8\mu} \frac{\Delta P}{L} = k(r, L) \cdot \Delta P, \text{ où } q \text{ est le flux, } \mu \text{ la viscosité du fluide, } k \text{ la conductivité et } \Delta P \text{ le gradient de pression}$$

Le rayon choisi est le rayon hydraulique calculé comme :

$$(2) \quad r = \frac{2 \cdot V}{S}, \text{ où } V \text{ est le volume du pore et } S \text{ la surface de l'interface entre le pore et la matrice.}$$

Se basant sur le principe des réseaux de résistance électrique Kirchoff, la conductivité hydraulique macroscopique est calculée par un certain nombre d'intégrations de flux locaux au sein du réseau. Le modèle suppose que l'espace poral soit rempli d'un fluide et que ce fluide circule entre une entrée et une sortie. Les pores localisés à l'entrée sont dénommés "pores d'entrée" et ceux localisés à la sortie sont dénommés "pores de sortie". Un pore ne peut appartenir au même moment à l'entrée et à la sortie, cependant un chemin doit exister entre les pores d'entrée et ceux de la sortie.

Pour déduire la conductivité équivalente d'un pore moyen, il est nécessaire de connaître le flux du fluide circulant entre les pores d'entrée et de sortie entre le gradient de pression $\Delta P = P_{in} - P_{out}$, où P_{in} est la pression des pores d'entrée et P_{out} est la pression des pores de sortie. Se basant sur le fait qu'à saturation et à flux constant, la somme algébrique des flux est égale à 0 à chaque nœud poral, (défini comme étant la connexion entre des pores dans un réseau), il est possible d'écrire pour chacun de ces nœuds une équation linéaire :

$$(3) \quad \sum_{\beta} q_{\alpha, \beta} = 0 \text{ où } q_{\alpha, \beta} \text{ sont les flux positifs ou négatifs entrant ou sortant de chaque nœud } \alpha \text{ à partir ou vers un nœud voisin } \beta.$$

Ce système d'équations linéaires où les inconnues sont les pressions locales P_{α} à chaque nœud, peut être résolu en utilisant un algorithme de Gauss.

Pour déduire le flux global d'un fluide (Q) entre l'entrée ("inlet") et la sortie ("outlet") d'un pore, il est possible de calculer le flux du fluide à l'entrée du pore ainsi qu'à sa sortie.

$$(4) Q_{entrance} = \sum_{\alpha \in inlet} k_{\alpha\beta} (P_{\alpha} - P_{in})$$

$$(5) Q_{exit} = \sum_{\alpha \in outlet} k_{\alpha\beta} (P_{out} - P_{\alpha})$$

La conductivité hydraulique de l'ensemble est déduite du flux selon l'équation de Darcy :

$$(6) \quad Q = k \cdot \Delta P . \quad \text{Donc} \quad (7) \quad k = \frac{Q_{exit}}{\Delta P} .$$

La conductivité globale K est donc : (8) $K = k \frac{\mu S}{L}$ où μ est la viscosité du soluté, S la surface de l'interface entre le pore et la matrice, L la longueur du pore.

3. Résultats

3.1 Mesures des conductivités

Dans un premier temps, nous présenterons les résultats des mesures de conductivité obtenues sur les blocs de sols extraits de l'horizon A (0-25 cm) dans leur totalité, puis sur ceux extraits sur l'horizon B (25-50 cm).

3.11 Blocs de sol issus de l'horizon supérieur (0-25 cm)

Les valeurs des mesures de conductivité à saturation (Ksat) réalisées sur l'horizon supérieur (0-25 cm) sont reportées dans le tableau 42³⁶. Les valeurs du tableau sont données en mètre par seconde (m.s⁻¹), le sigle "E" correspondant à "fois 10 puissance". La grandeur en m.s⁻¹ est une grandeur du Ksat en Système International, cependant cette unité peut sembler peu explicite dans le texte, c'est la raison pour laquelle la valeur en cm.h⁻¹ sera aussi donnée.

L'effet "modalité" est testé statistiquement à l'aide de tests non paramétriques adaptés à la faible taille d'échantillon : (i) le test de Kruskal & Wallis permet de tester l'effet global "modalité" au sein d'un site, (ii) le test de Mann & Whitney permet de comparer deux modalités entre elles.

Les mesures moyennes de Ksat obtenues sur l'ensemble des sites se situent dans une fourchette comprise entre de 8.02E-05 m.s⁻¹ (29 cm.h⁻¹) et 1.00E-07 m.s⁻¹ (0.04 cm.h⁻¹) définissant ainsi des

³⁶ Dans le cas de la modalité maïs-rang et maïs-inter rang sur le site de Quimper, et de la prairie permanente sur Rennes les mesures de Ksat ont été réalisées sur deux blocs de sol.

sols semi-perméables. Seules deux valeurs observées sous le rang du maïs à Quimper et à Rennes sont plus importantes (respectivement $1.51\text{E-}04 \text{ m.s}^{-1}$ et $1.4\text{E-}04$) définissant des sols perméables.

Ces valeurs sont en accord avec les travaux de Widiatmaka (1994) ayant réalisé des mesures de conductivité au laboratoire sur des blocs issus de sol sur granite et de sol sur schiste. Cependant, la comparaison avec les résultats d'autres travaux doit être réalisée avec précaution, car la taille des blocs de sol, ainsi que le protocole utilisé peuvent influencer de manière significative les mesures de conductivité (Widiatmaka, 1994). Une précaution toute particulière sera aussi nécessaire lors de la comparaison de nos résultats avec ceux obtenus au terrain. En effet, compte tenu du protocole que nous avons utilisé pour les mesures de conductivité (bloc posé sur grille), les mesures obtenues reflètent l'écoulement libre sur un volume de sol, mais cette valeur peut être très éloignée des celles obtenues au terrain car les conductivités mesurées y sont conditionnées par le comportement hydrique de l'ensemble des horizons et notamment des horizons sous-jacents. Si ces derniers présentent des discontinuités porales, elles ne seront pas reproduites lors des mesures des blocs de sol réalisées au laboratoire. La conductivité des blocs de sol isolés est alors supérieure à celle des sols en place (Bouma, 1982).

De ce fait, la comparaison de nos résultats avec ceux obtenus dans d'autres études ne peut être réalisée qu'en termes d'ordre de grandeur.

Tableau 42 : Valeurs des Ksat mesurés par perméamètre à charge constante sur les sites de Quimper et de Rennes sur l'horizon 0-25 cm. L'effet "modalité" au sein des sites est apprécié par le test Kruskal and Wallis. S=significatif, NS=non significatif au seuil 5%. Les modalités significativement différentes entre elles (Mann & Whitney, seuil 5%) sont suivies de lettres différentes. La valeur (1) correspond à la moyenne basée sur les trois répétitions, la valeur (2) correspond à la moyenne basée sur les répétitions 1 et 3. CV = coefficient de variation.

Site	Modalités	Répétition	Valeurs (m/s)	Moyenne (m/s)	Ecart Type	CV (%)
Quimper	Mais inter-rang	1	1.80E-05	1.76E-05 ^a	3.8917E-07	2.2
		2	1.74E-05			
	Mais rang	1	8.02E-05	1.16E-04 ^b	4.99E-05	43.2
		2	1.51E-04			
	Prairie permanente	1	1.34E-05	3.05E-05 ^a	2.29E-05	75.1
		2	5.65E-05			
		3	2.15E-05			
	Prairie temporaire	1	9.96E-06	8.47 ^E -06 ^c	1.33E-06	15.7
		2	7.39E-06			
		3	8.06E-06			
Significativité (Kruskall Wallis)				S		
Rennes	Mais inter rang	1	6.60 ^E -07	6.59 ^E -07 ^a	2.24E-07	34
		2	4.35 ^E -07			
		3	8.83 ^E -07			
	Mais rang	1	6.79 ^E -07	(1) 4.69E-05 ^{ab}	8.05E-05	171.7
		3	1.39 ^E -07	(2) 4.09E-07	3.82E-07	93.4
		2	1.40^E-04			
	Prairie Permanente	1	1.00 ^E -07	1.19 ^E -07 ^b	2.70E-08	22.7
		2	1.38 ^E -07			
Significativité (Kruskall Wallis)				S		

- **Variabilité intra modalité des Ksat**

La conductivité à saturation présente d'ordinaire une forte variabilité (CV > 50 %) (Warrick et Nielsen, 1980). Dans le cas de notre étude, les coefficients de variations sont en général inférieurs à 50%, ce qui indique une certaine homogénéité des états structuraux de nos blocs de sols au sein des modalités. Cependant, cette interprétation doit être regardée avec une certaine réserve compte tenu du faible nombre de répétitions.

Deux variabilités plus importantes sont observées : l'une sous le rang du maïs du site de Rennes (CV: 171%), l'autre sous la prairie permanente du site de Quimper (CV: 75%).

La variabilité sous le rang de maïs était prévisible compte tenu de la forte hétérogénéité liée entre autre à la présence du plant de maïs. D'après les valeurs mesurées, cette forte variabilité apparaît essentiellement due à une valeur de conductivité qui est 1000 fois plus importante que les deux autres ; cependant, même si cette valeur "extrême" n'est pas prise en compte, la variabilité entre les deux autres valeurs reste importante (CV: 93%) confirmant l'hétérogénéité structurale sous un rang de maïs.

La variabilité de la prairie permanente, plus surprenante, sera expliquée par la reconstitution en 3D du système poral.

- **Variabilité inter modalités des Ksat**

Sur les sites de Quimper et de Rennes, les conductivités mesurées sous maïs sont plus importantes sous le rang que sous l'inter-rang (différences significatives, $p < 0.05$ sur Quimper), ce qui démontre une hétérogénéité structurale entre les deux zones.

Cette hétérogénéité peut avoir plusieurs origines :

- une structure plus défavorable aux mouvements d'eau dans l'inter-rang associée au travail du sol, cependant la description des profils culturaux (Ch. 3) n'a pas mis en évidence un tassement particulier sous l'inter-rang,
- une structure plus favorable sous le rang associée à la présence du pied de maïs et de son système racinaire, ou à un réseau de galeries effectives plus important.

Lorsque l'on compare les conductivités mesurées sous la prairie permanente à celles mesurées sous le maïs, des résultats différents sont obtenus suivant les sites : sur Quimper les conductivités sous la prairie sont plus faibles que celles sous le rang, mais supérieures à celles sous l'inter-rang ; sur Rennes, elles sont plus faibles que celles sous le rang et l'inter-rang. Malgré ces différences, le fait remarquable est que la conductivité sous prairie permanente n'est pas plus importante que sous le maïs. Compte tenu de l'abondance lombricienne dans la prairie permanente nettement plus importante que celle sous le maïs, ce résultat contraste avec les résultats généralement obtenus en milieu tempéré qui mettent en évidence l'influence positive des lombriciens dans le maintien d'une importante perméabilité (Shipitalo & Protz, 1989 ; Urbanek & Dolezal, 1992 ; Schröder *et al.*, 1995).

Une remarque identique peut être faite lorsque l'on compare les conductivités sous la prairie temporaire qui sont aussi plus faibles que celles observées sous le maïs.

- **Variabilité inter site des Ksat**

Sur l'ensemble des données quelle que soit la modalité étudiée, les valeurs de Ksat mesurées sur le site de Rennes sont inférieures à celles observées sur le site de Quimper. Les sols quimpérois apparaissent donc en général plus perméables que les sols de Rennes. Des résultats similaires ont été mis en évidence par Widiatmaka (1994) lors des mesures de conductivité des horizons Sal, Ea et

BTgd sur des sols analogues ; cet auteur attribuait notamment ces différences à la texture qu'il qualifiait de "plus filtrante" sur Quimper (texture sablo-limoneuse en lien avec le support granitique). Cependant de telles interprétations sont à prendre avec précaution dans un contexte où toutes choses ne sont pas égales par ailleurs, d'autant que la revue bibliographique de Reutenauer (1987) montre que la texture du sol ne semble pas être déterminante pour la conductivité.

3.12 Blocs de sol issus de l'horizon inférieur (25-50 cm)

Le tableau 43 récapitule les valeurs de Ksat obtenues sur le site de Quimper et de Rennes sur l'horizon 25-50 cm. Une seule répétition par modalité a été réalisée pour l'étude de cet horizon. Aucun traitement statistique n'a donc été réalisé.

Tableau 43 : Valeurs des Ksat mesurées par perméamètre à charge constante sur les sites de Quimper et de Rennes sur l'horizon 25-50 cm

Site	Modalités	N° de Répétition	Valeurs (m/s)
Quimper	Maïs inter-rang	1	3.15E-05
	Maïs rang	1	1.51E-05
	Prairie permanente	1	3.43E-05
	Prairie temporaire	1	1.55E-05
Rennes	Maïs inter rang	1	3.30E-06
	Maïs rang	1	9.18E-08
	Prairie Permanente	2	6.31E-07

Sur le site de Quimper, l'horizon B de la prairie permanente présente la conductivité la plus importante, mais elle reste proche de celle du maïs inter-rang. Ces deux modalités ont une conductivité 2 fois plus importante que celle mesurée sur l'horizon B du maïs rang ou de la prairie temporaire.

Sur le site de Rennes, l'horizon B du maïs inter-rang présente la conductivité la plus importante : 40 fois plus importante que sous le rang et 5 fois plus importante que sur la prairie permanente.

Il semble donc que quel que soit le site, la conductivité sous l'inter-rang de maïs de l'horizon B soit plus importante que celle sous le rang de maïs, ce qui va à l'encontre du résultat obtenu pour l'horizon A.

Les conductivités mesurées sur l'horizon B du site de Quimper soit toujours supérieures à celles mesurées sur Rennes.

3.2 Relation entre la conductivité hydraulique et le peuplement lombricien

L'étude de la relation entre la conductivité hydraulique et le peuplement lombricien, est présentée successivement (i) en étudiant le peuplement dans sa globalité, (ii) en excluant les épigés, (iii) en distinguant les différentes catégories écologiques (anéciques et endogés), (iv) en intégrant le stade de développement des individus (adultes, juvéniles).

Les abondances et biomasses des lombriciens issus de la zone directe ($1/16^{\text{ème}}$ m² = 625 cm²) et de la zone large sont étudiées simultanément.

Les données lombriciennes sont reportées dans l'annexe 7.

3.21 Relation entre la conductivité et l'ensemble du peuplement lombricien

La conductivité en fonction des paramètres descriptifs (abondance³⁷ et biomasse) est représentée sur la figure 58. L'étude des mesures de conductivité ayant montré des différences entre les sites, nous avons distingué sur les graphiques le site de Quimper du site de Rennes.

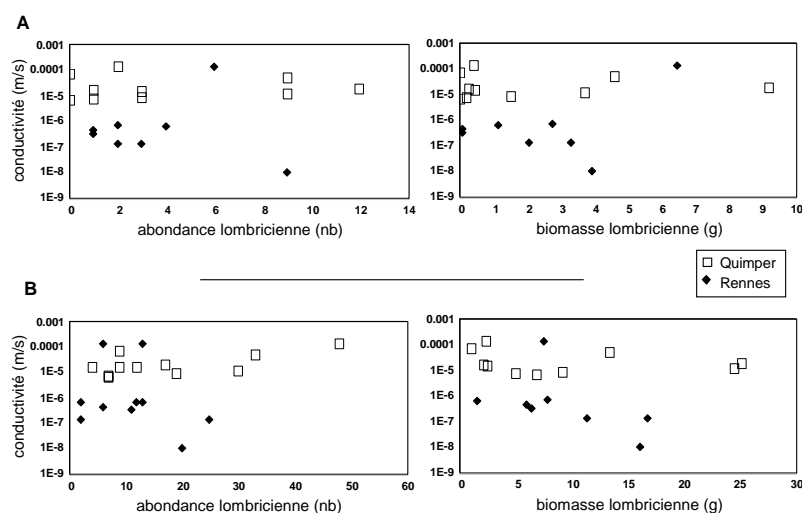


Figure 58 : Relation entre la conductivité et l'abondance ou la biomasse lombricienne extraite (A) sur la zone directe, (B) sur la zone large

En considérant les lombriciens récoltés directement sur la zone directe ou sur la zone large, il n'existe pas de corrélation significative ($p > 0.05$) entre la conductivité et l'abondance ou la biomasse lombricienne lorsque l'ensemble du peuplement (anéciques, endogés et épigés) est étudié. Cette absence de corrélation est observée lorsque l'on étudie l'ensemble des modalités, mais aussi lorsque que l'on distingue les deux sites.

Cependant, malgré le fait que les épigés soient faiblement représentés, du fait qu'ils ne creusent que peu ou pas de galeries, il est intéressant d'étudier la relation entre la conductivité et le peuplement lombricien en excluant ces épigés.

3.22 Relation entre la conductivité et le peuplement lombricien sans épigés

Compte tenu du fait que les épigés sont essentiellement représentés en prairie permanente et en prairie temporaire, seules les abondances et biomasses de ces modalités vont être modifiées comparées à la figure précédente (figure 59).

En ce qui concerne les lombriciens extraits sur la zone directe (figure 59A) la somme des endogés et des anéciques, que ce soit en termes de densité ou de biomasse n'est pas significativement corrélée

³⁷ L'abondance et la biomasse sont relatifs aux vers récoltés sur la zone, c'est à dire sur une surface de 25x25 cm.

à la conductivité hydraulique du sol ($p > 0.05$). Bien que les densités et biomasses les plus fortes soient associées à des conductivités relativement fortes, des conductivités similaires voire plus importantes peuvent aussi être observées en absence de lombriciens, comme c'est le cas sur l'une répétition du maïs sous le rang de Quimper (point a) et de deux répétitions de la prairie temporaire de Quimper (points b et c).

Dans notre étude, au delà d'une absence de corrélation entre la densité ou la biomasse lombricienne et la conductivité hydraulique, il existe donc aussi une forte variabilité des réponses physiques au sein des modalités, comme nous venons de le montrer pour de la prairie temporaire.

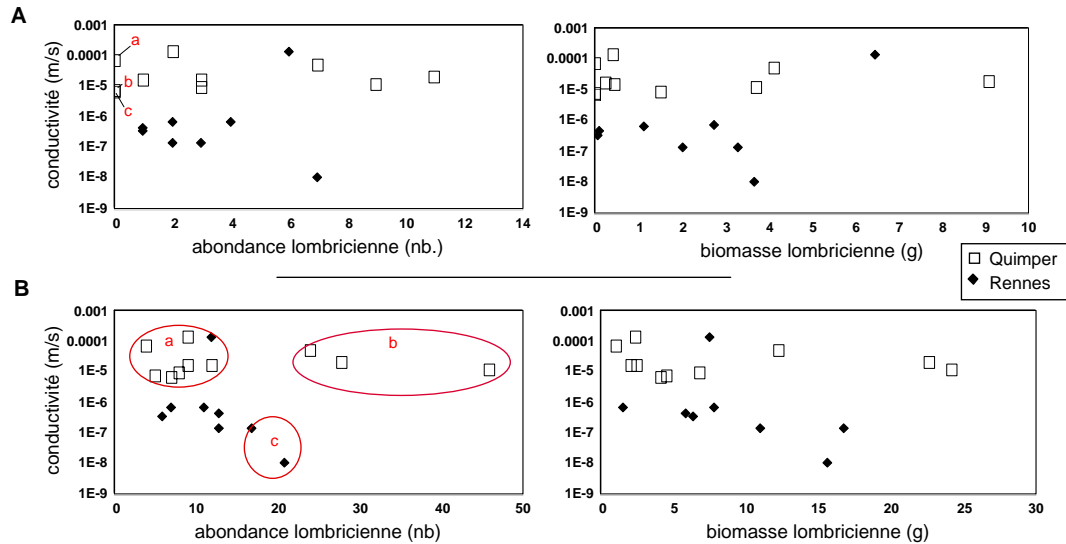


Figure 59 : Relation entre la conductivité et l'abondance ou la biomasse lombricienne des anéciques et endogés associés, observés (A) sur la zone directe. a=maïs rang, b et c=prairie temporaire (B) sur la zone large. a : maïs et prairie temporaire Quimper, b : prairie permanente Quimper ; c : prairie permanente Rennes

Un résultat similaire est obtenu lorsque les lombriciens considérés sont extraits de la zone large : au sein d'un même site, des valeurs de K_{sat} similaires sont observées en présence de faibles (a) ou de fortes densités ou biomasses lombriciennes (b). Au sein d'un même système cultural, les densités voisines observées sur le site de Quimper (b) et de Rennes (c) sont associées à des K_{sat} qui diffèrent d'un facteur 1000.

3.23 Relation entre la conductivité et les catégories écologiques

La relation entre la conductivité hydraulique et les catégories écologiques extraites sur la zone directe est représentée sur la figure 60³⁸, celle avec les catégories écologiques extraites sur la zone large est représentée sur la figure 61.

³⁸ Dans cette partie de l'étude, notre objectif étant d'apprécier la relation pouvant exister entre la conductivité et les catégories écologiques, nous avons supprimé de l'analyse tous les points présentant des abondances ou biomasses nulle.

Sur la **zone directe**, si l'on distingue les deux catégories écologiques, l'absence de corrélation significative est toujours observée ($p > 0.05$) que ce soit avec les endogés ou les anéciques (figure 60A). Ainsi, si l'on s'intéresse aux anéciques créateurs de galeries potentiellement percolantes, sur le site de Rennes sous prairie, la présence de 4 anéciques est associée à une conductivité plus faible ($1.E-08$, point *a* sur la figure) que la présence de 1 individu ($1.38E-07$, point *b* sur la figure), alors que sous l'inter-rang de maïs, l'augmentation du nombre d'anéciques s'accompagne d'une légère augmentation de la conductivité (points *c* et *d*).

L'étude des communautés endogées, confirme la variabilité des réponses : en prairie permanente de Quimper, la présence de 6 individus est associée à des conductivités hydrauliques moins importantes ($1.34E-05$, points *e*) que la présence de 2 endogés ($5.63E-05$, point *f*), alors que sur l'inter-rang du maïs de Rennes, l'augmentation du nombre d'endogés s'accompagne d'une sensible augmentation de la conductivité hydraulique (points *g,h*).

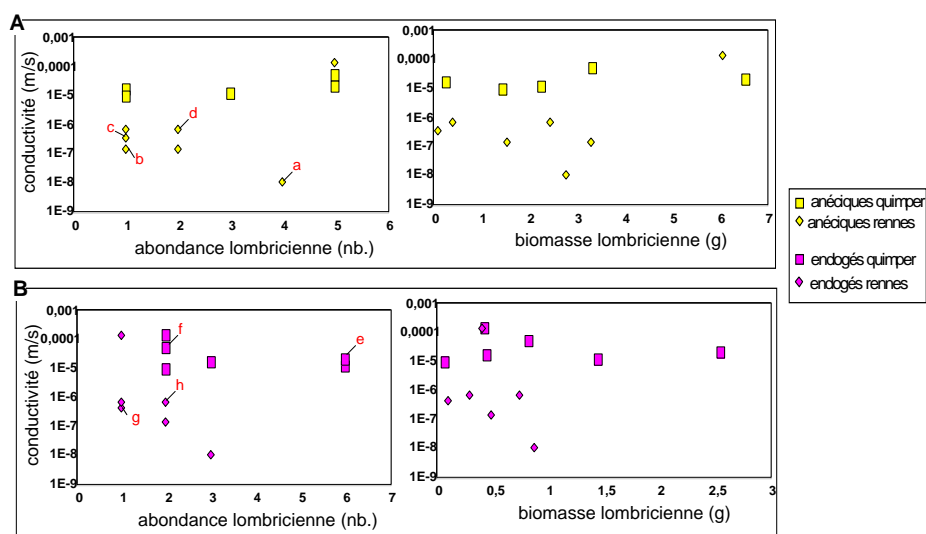


Figure 60 : Relation entre la conductivité hydraulique et l'abondance ou la biomasse des anéciques (A) et endogés (B) observés sur **la zone directe**. a,b=prairie permanente rennes, c,d=maïs inter-rang rennes, e,f= prairie permanente Quimper, g,h= maïs inter rang, rennes.

Des résultats similaires sont observés si l'on étudie les lombriciens extraits sur **la zone large** (figure 61) : au sein d'un même site (Quimper), les faibles abondances d'anéciques sous le maïs (zone a) sont associées à des Ksat égales à celles observées en présence de densités lombriciennes 3 fois plus importantes sous la prairie permanente (zone b). Au sein d'un même système (prairie permanente), les densités lombriciennes similaires observées sur Quimper (zone b) et sur rennes (zone c) sont associées à des Ksat qui diffèrent d'un facteur 1000.

En ce qui concerne les endogés, la forte variabilité de densités est associée à des Ksat similaires (zone d).

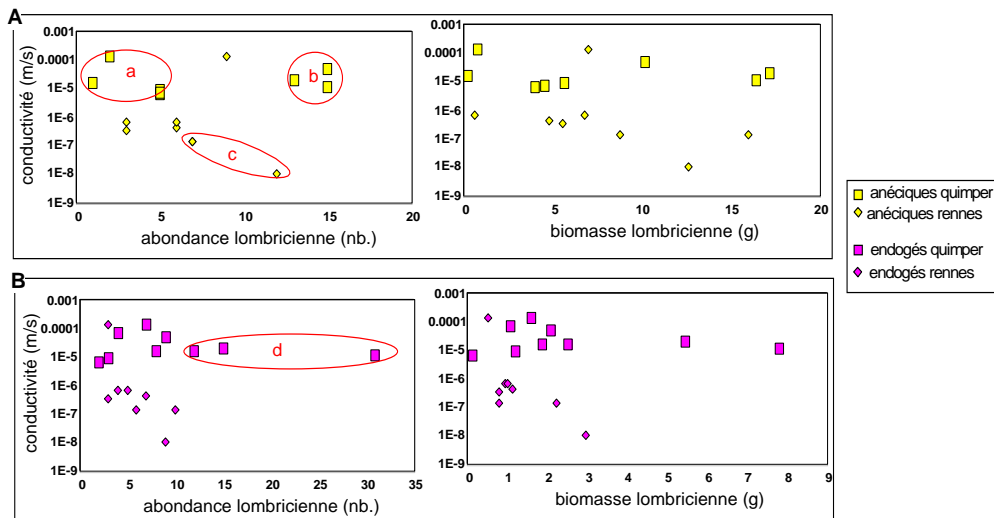


Figure 61 : Relation entre la conductivité hydraulique et l'abondance ou la biomasse des anéciques (A) et endogés (B) observés sur **la zone large**. a = maïs, b=prairie permanente Quimper, c=prairie permanente Rennes,

Il existe donc une variabilité des réponses physiques entre modalités, mais aussi au sein d'une même modalité, et ceci sans lien avec la densité et biomasse lombricienne.

3.24 Relation entre la conductivité et les catégories écologiques couplées aux stades de développement

La relation entre conductivité hydraulique et catégories écologiques en fonction du stade de développement des individus est représentée sur la figure 62 en ce qui concerne la zone directe et 63 en ce qui concerne la zone large .

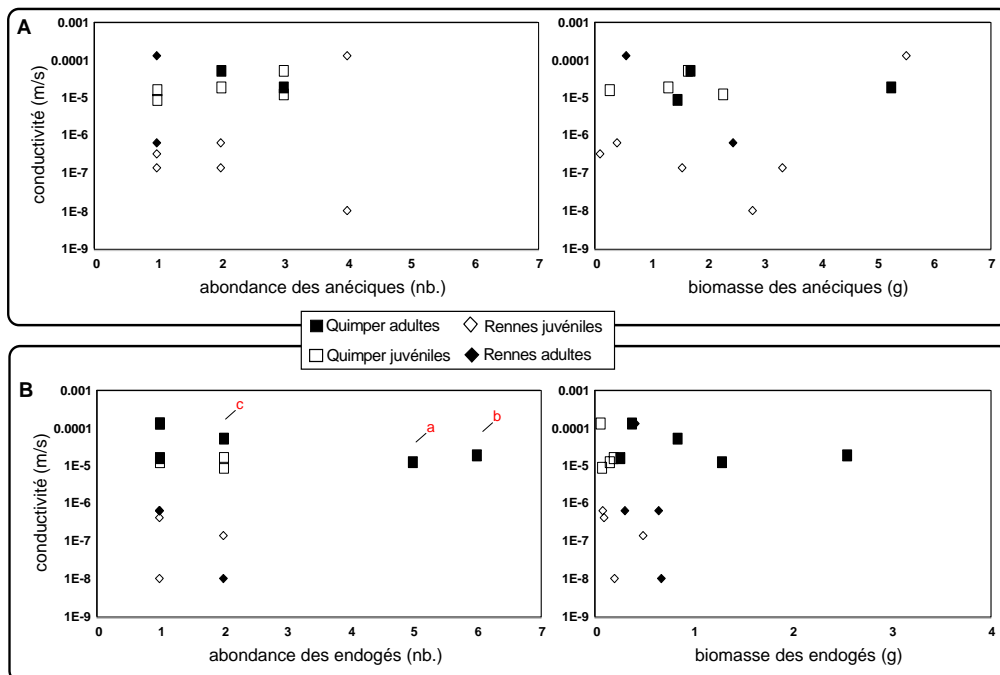


Figure 62 : Relation entre la conductivité hydraulique et l'abondance ou la biomasse des anéciques (A) et des endogés (B) au stade adultes ou juvéniles observés sur **la zone directe**

En ce qui concerne les lombriciens extraits sous **la zone directe** (figure 62), en distinguant les stades de développement, aucune nouvelle corrélation significative ($p > 0.05$) n'apparaît entre les mesures de conductivité et les juvéniles ou adultes des anéciques ou des endogés. Ainsi, globalement, l'augmentation du nombre d'individus adultes ou juvéniles qu'ils soient anéciques ou endogés peut s'accompagner d'une augmentation comme d'une diminution de la conductivité hydraulique. A titre d'exemple, sous la prairie permanente de Quimper, l'augmentation et la diminution du nombre d'adultes endogés s'accompagnent de la même manière d'une augmentation de la conductivité (points *a*, *b*, *c*).

Des résultats similaires sont observés lorsque l'on tient compte des lombriciens extraits **sur la zone large** (figure 63). L'activité d'aucun de ces groupes ne semble pouvoir être reliée de manière aux mesures de conductivité.

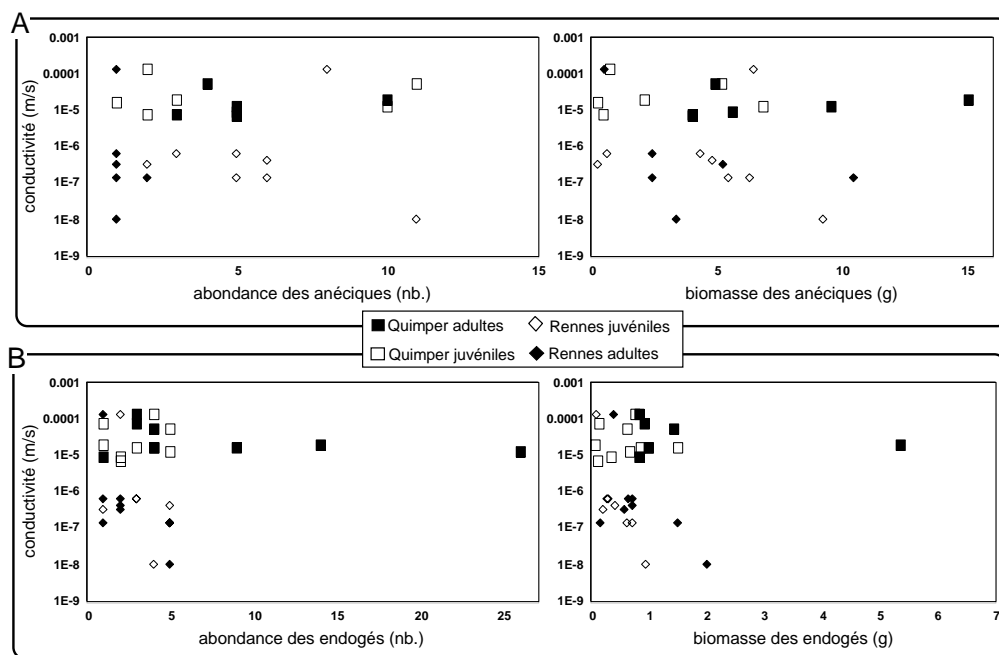


Figure 63 : Relation entre la conductivité hydraulique et l'abondance ou la biomasse des anéciques (A) et des endogés (B) au stade adulte ou juvénile observés sur **la zone large**

3.25 Synthèse

- A) L'augmentation de la zone d'étude des lombriciens n'a pas conduit à la mise en évidence d'une meilleure relation avec les mesures de conductivités hydrauliques réalisées au centre de cette zone d'étude. Ce résultat est observé lorsque l'on intègre les différents systèmes au sein d'un même contexte pédo-climatique, mais aussi lorsque l'on distingue les systèmes entre eux, mettant en évidence la forte variabilité des réponses intra-systèmes.
- B) Aucune relation n'a été mise en évidence entre la conductivité hydraulique à saturation mesurée sur les blocs de sol et les variables descriptives du peuplement lombricien telle que la densité ou la biomasse : des densités ou des biomasses importantes ne sont pas associées de manière systématique à des conductivité plus importantes. Ce résultat est contraire à ceux généralement obtenus en milieu tempéré selon lesquels les lombriciens permettent le maintien d'une

importante perméabilité (Shipitalo & Protz, 1989 ; Urbanek & Dolezal, 1992 ; Schröder *et al.*, 1995).

Parmi les catégories susceptibles d'influencer la conductivité compte tenu des caractéristiques de leur réseaux de galeries, à savoir les anéciques et les endogés, la présence ou la biomasse d'aucune d'entre elle n'a pu être reliée aux mesures de conductivité. De la même manière, la distinction des stades de développement de ces différentes catégories écologiques n'a pas permis de mettre en évidence le rôle majeur d'un de ces stades couplé à la catégorie écologique. Ce résultat confirme le fait qu'au delà des catégories écologiques et du stade de développement, les espèces lombriciennes ont une influence propre sur le fonctionnement du sol, par la création de réseau de galeries à géométrie spécifique (Joschko *et al.*, 1989 ; Jégou *et al.*, 1999 ; Lightart, 1996).

En ce sens, il nous est possible compte tenu de la connaissance spécifique des peuplements lombriciens de supposer le lien entre un fonctionnement hydrique et l'activité de certaines espèces.

Comparant les sites entre eux, les conductivités mesurées sur le site de Quimper sont plus importantes que celles mesurées sur Rennes. Parallèlement, sur les prairies permanentes, si les densités d'anéciques sont plus importantes sur Quimper, elles sont aussi majoritairement composées d'espèces épi-anéciques telles que *L. friendi* et *L. r. rubellus*, alors que les prairies de Rennes sont majoritairement composées d'espèces anéciques strictes telles *A. giardi*. Notre résultat suggère donc une contribution moins importante du réseau créé par *A. giardi* à la conductivité du sol, comparé à la contribution du réseau créé par *L. friendi* ou *L. r. rubellus*. Ce résultat peut paraître contradictoire avec celui obtenu par Bastardie *et al.*, (2003) qui en système contrôlé (microcosme) met en évidence le rôle plus important joué par les réseaux de galeries d'*A. giardi* comparés à ceux de *L. terrestris*.

En ce qui concerne les maïs, les densités lombriciennes sont faibles en particulier en ce qui concerne les anéciques sur Quimper comparées à celles sur Rennes. Nous pouvons émettre plusieurs hypothèses pour expliquer les conductivités hydrauliques plus importantes sur Quimper :

- les endogés présents modifient leur comportement en absence d'anéciques et viennent en surface chercher la ressource trophique qui leur fait défaut, des modifications de comportements similaires ayant déjà été observés en conditions contrôlées, liées à un dépôt en surface de matière organique (Jeanson, 1966 ; Jégou, 1998),
- les quelques épi-anéciques présents (*L. friendi*) ont une activité fouisseuse très importante, due à la faible richesse trophique du milieu, des modifications comportementales similaires liées à la quête de nourriture ayant déjà été observées (Jeanson, 1966 ; Martin, 1982). Ce résultat suggère une sensibilité importante de *L. friendi* vis à vis de la pauvreté en ressource trophique. Ce résultat pourrait s'expliquer par le régime alimentaire de l'animal, qui se rapprocherait ainsi des besoins alimentaires sélectifs de *L. terrestris* soulignés par les travaux d'Ablain (2002) : *L. terrestris* sélectionne préférentiellement les débris organiques figurés.
- la porosité d'origine physique prend une part importante dans le fonctionnement hydrique du sol.

3.3 Relation entre la conductivité hydraulique et la géométrie porale

3.31 Caractéristiques générales du réseau

Nous avons étudié la relation pouvant exister entre la conductivité hydraulique à saturation et le volume de la porosité effective, sa longueur totale, son taux de branchement et son inclinaison.

3.311 Volume de la porosité effective

Les volumes de la macroporosité effective (c'est à dire permettant un écoulement) et de la macroporosité totale sont reportés dans le tableau 44 et illustrés sur la figure 64. Sur la figure, les histogrammes représentent les valeurs obtenues pour chaque bloc de sol étudiés, et les points noirs représentent les valeurs moyennes par modalités.

Tableau 44 : Volumes en cm³ de la porosité totale (V_t) et de porosité effective (V_e) sur les modalités. Les valeurs données pour l'horizon supérieur (0-25 cm) correspondent à la moyenne des mesures sur les 3 blocs de sol ; celles données pour l'horizon inférieur (25-50 cm) correspondent à une mesure unique

	Quimper							Rennes					
	Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma		Prairie tempo.	Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma.	
	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.
	(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)	(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)	
Volume de la macroporosité totale V_t (cm ³)	1331.6	1116.9	1273.5	616.8	1146.9	843.3	577.5	774.3	743.8	791.0	589.5	887.6	716.1
Volume de la macroporosité effective V_e (cm ³)	451.0	466.1	513.0	137.7	561.3	401.0	150.5	338.0	198.0	269.4	200.9	394.0	418.3

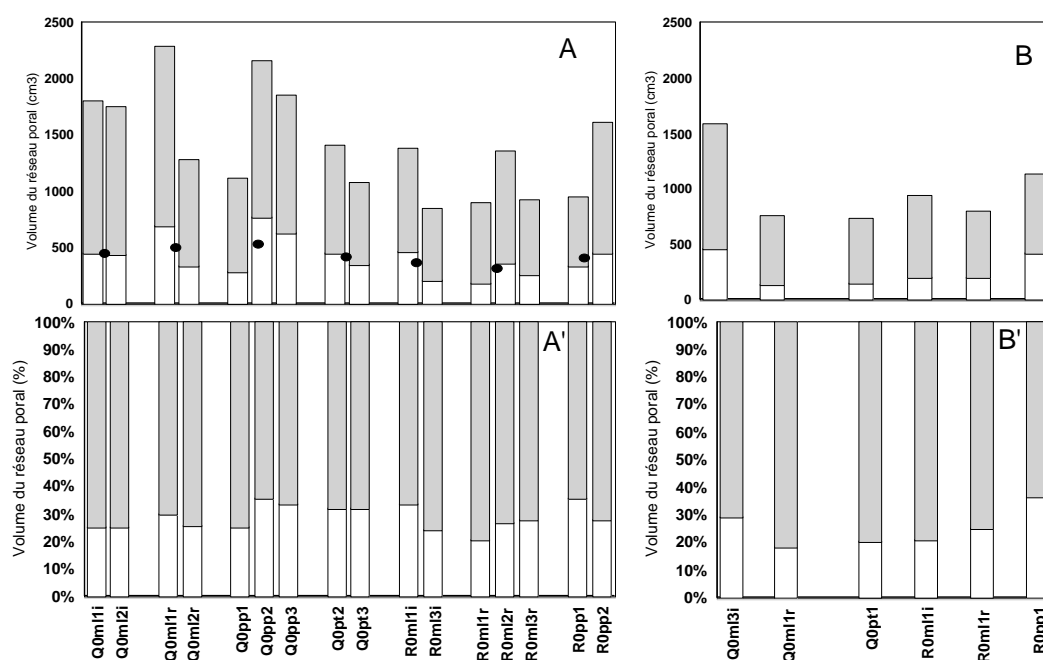


Figure 64 : Porosités effective (en blanc) et totale (en gris) de l'horizon supérieur (0-25cm : A) et inférieur (25-50 cm : B) exprimées en volume (respectivement A et B) et en pourcentage (respectivement A' et B')

• Variabilité inter modalité

Globalement, aucune différence significative ($p > 0.05$) n'a pu être mise en évidence entre les volumes de porosité effective des différentes modalités, ceci étant dû à la grande variabilité des mesures intra-modalités³⁹.

En comparant les volumes de porosité effective et les mesures de conductivités à saturation, on observe:

Sur le site de *Quimper*, sous le maïs, la porosité effective de l'horizon supérieur est en moyenne plus importante sous le rang que sous l'inter-rang. Ce résultat est en accord avec les mesures de conductivité en saturation réalisées au laboratoire. Cependant l'étude des deux répétitions ne présente pas systématiquement ce schéma : sur la répétition 2 (QOML2), le volume effectif apparaît plus important dans l'inter-rang comparé au rang.

La prairie temporaire comparée aux autres modalités (prairie permanente, maïs) présente en moyenne les volumes effectifs les plus faibles, ce qui est en accord avec les faibles conductivités hydrauliques mesurées sur cette modalité. Par contre, la prairie permanente présente les volumes effectifs les plus forts (en moyenne 561.3 cm^3) et notamment plus importants que sous le rang de maïs (513 cm^3), alors que les mesures de conductivité hydraulique sont elles moins importantes sous la prairie permanente que sous le rang de maïs.

Des résultats similaires sont observés sur Rennes où le volume effectif est plus important sous la prairie permanente, alors que les mesures de conductivité mesurées y sont plus faibles que sous le maïs.

L'absence de relation entre la conductivité hydraulique et le volume poral effectif est illustrée sur la figure 65, et confirme ainsi le caractère peu informatif de ce paramètre vis à vis de la conductivité comme l'ont suggéré Shipitalo et Butt (1999).

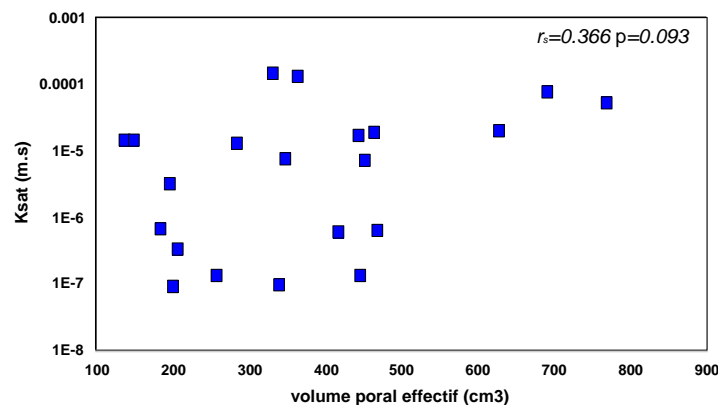


Figure 65 : Diagramme de dispersion entre la conductivité hydraulique à saturation et le volume poral effectif

• Variabilité inter site

Sur l'ensemble des données, quelle que soit la modalité étudiée, les volumes effectifs de l'horizon A sur le site de Rennes sont inférieurs à ceux observés sur le site de Quimper. Ce résultat est en accord avec les mesures de conductivité à saturation réalisées. Lors de l'étude de la conductivité à saturation, nous avons montré qu'il n'existe pas de corrélation entre la conductivité hydraulique et l'abondance ou la biomasse lombricienne. De la même manière, il n'existe pas de relation linéaire entre le volume effectif et la densité ou biomasse lombricienne : les abondances et biomasses

³⁹ Etude portant sur l'horizon 0-25 cm

sensiblement plus importantes observées sur le site de Rennes ne génèrent pas un fort volume effectif.

• **Variabilité inter horizon**

L'étude du volume total de la porosité (Chapitre 4) a mis en évidence le fait que ce volume diminuait entre l'horizon supérieur (0-25 cm) et l'horizon inférieur (25-50 cm). De la même manière, dans la plupart des situations, le volume effectif est plus faible dans l'horizon inférieur. Cependant, ce résultat est à prendre avec beaucoup de précautions, car 1) il n'est pas confirmé ni sous le maïs inter-rang de Quimper, ni sous la prairie permanente de Rennes, situations agro-pédo-climatiques très éloignées ; 2) la caractérisation des pores effectifs dans le bloc inférieur est basée sur leur ouverture potentielle à la surface du bloc, or cette ouverture peut être créée artificiellement lors du prélèvement du bloc de sol.

3.312 Longueur totale de la porosité effective

Les données de longueur totale de la porosité effective sont reportées dans le tableau 45 et la figure 66. Sur la figure, les valeurs de porosité de chacune des modalités sont présentées afin d'avoir une image non moyennée des valeurs de porosité, la moyenne est représentée par un point noir.

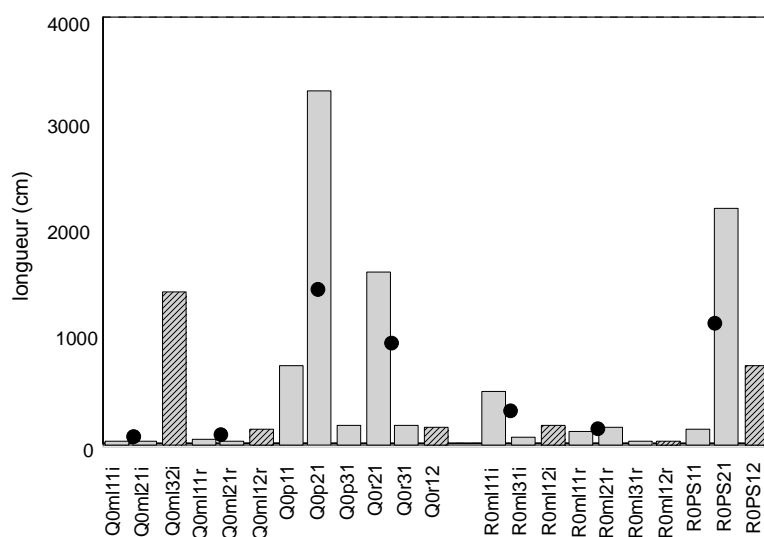


Figure 66 : Longueur totale du réseau effectif des différentes modalités (mm) ; les histogrammes pleins correspondent à l'horizon supérieur 0-25 cm, les rayés correspondent à l'horizon inférieur 25-50 cm ; les points noirs représentent les valeurs moyennes par modalité.

Codification : "Q" Quimper, "R" Rennes, "ml" maïs, "i" inter-rang, "r" rang, "pp" prairie permanente, "r" prairie temporaire ; le premier chiffre correspond à la répétition, le second chiffre correspond à la profondeur : "1" 0-25 cm, "2" 25-50 cm.

Tableau 45 : Valeurs en cm des longueurs totales de porosité effective. Les valeurs données pour l'horizon supérieur (0-25 cm) correspondent à la moyenne des mesures sur les 3 blocs de sol ; celles données pour l'horizon inférieur (25-50 cm) correspondent à une mesure unique

	Quimper							Rennes					
	Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma	Prairie tempo.		Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma.	
	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.	Horizon sup. (0-25 cm)	Horizon inf.
Longueur totale (cm)	33.3	1570	42.5	146	1544	988	176	302	203	118	40.2	1291	800

• Variabilité inter modalité

Sur le site de Quimper, les longueurs moyennes de porosité effective sont significativement (Mann and Whitney, seuil 5%) plus importantes sous les prairies (permanente et temporaire) que sous le maïs (jusque 40 fois plus importantes). Comparant le rang et l'inter-rang sous maïs, bien qu'en tendance la longueur effective soit plus importante sous le rang que sous l'inter-rang, cette différence n'est pas significative.

Des résultats similaires sont observés sur le site de Rennes, lors de la comparaison des systèmes : sous la prairie permanente, la longueur du réseau effectif est significativement plus importante que sous le maïs (d'un facteur 5) ; et il n'y a pas de différence significative entre les zones sous le rang et sous l'inter-rang du maïs, cependant contrairement à Quimper, c'est sous l'inter-rang que le réseau effectif est en moyenne le plus long.

En intégrant les valeurs de volume de la porosité effective, aucune relation n'est mise en évidence entre le volume et la longueur de la porosité effective (figure 67). Cette absence de corrélation est observée tant au sein des systèmes qu'entre les systèmes. Ce résultat suggère la variabilité des réseaux effectifs : certains réseaux de longueur importante sont constitués de pores de petit diamètre, et d'autres de longueur moindre sont constitués de pores de grand diamètre.

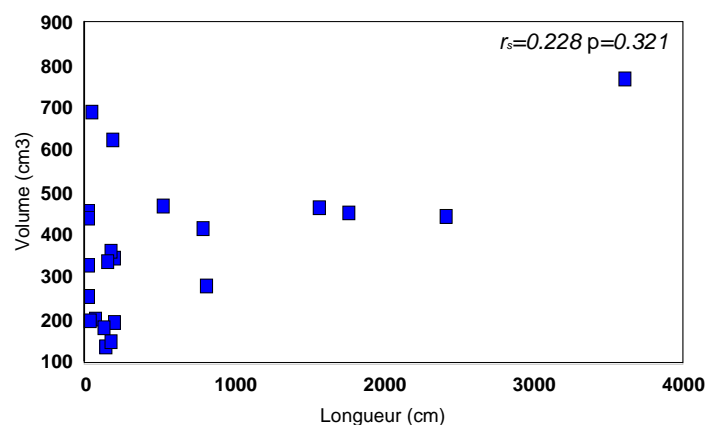


Figure 67 : Diagramme de dispersion entre la longueur (cm) et le volume (cm³) de la porosité effective

En comparant les longueurs de porosité effective et les mesures de conductivité, on observe sous le maïs de Quimper, une longueur moyenne de la porosité effective plus importante sous le rang que sous l'inter-rang. Ceci est en accord avec les mesures moyennes de conductivité à saturation mesurées au laboratoire. Cependant, il n'existe pas de relation entre ces deux paramètres (figure 68) : sous le maïs rang de Quimper, une plus petite longueur de porosité effective est associée à une conductivité à saturation plus importante. Cette absence de relation est confirmée quelle que soit la modalité étudiée et quel que soit le site d'étude, par exemple sous la prairie temporaire de Quimper, où une longueur 10 fois plus importante de porosité effective correspond à des Ksat très proches (points a et b). Cette absence de relation linéaire est en accord avec les travaux de Shipitalo & Butt

(1999) qui mettent en évidence le caractère peu informatif de la longueur du réseau sur la conductivité du sol.

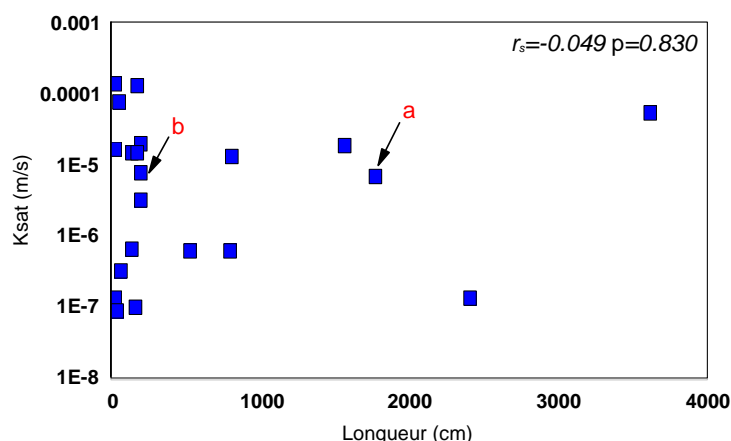


Figure 68 : Diagramme de dispersion entre la longueur de la porosité effective (cm) et conductivité hydraulique à saturation (K_{sat} , m/s)

Aucune influence du site sur la longueur de la porosité effective n'a été mise en évidence.

3.313 Tortuosité

Rappel : dans la caractérisation du réseau global, la tortuosité est calculée par le rapport entre la longueur totale du réseau et la distance entre les deux extrémités (donnée ici comme étant la hauteur du bloc de sol).

Les données de tortuosité moyennes observées dans les modalités sont reportées dans le tableau 46.

Tableau 46 : Valeurs en cm/cm de la tortuosité de la porosité effective. Les valeurs données pour l'horizon supérieur (0-25 cm) correspondent à la moyenne des mesures sur les 3 blocs de sol ; celles données pour l'horizon inférieur (25-50 cm) correspondent à une mesure unique

	Quimper							Rennes					
	Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma		Prairie tempo.	Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma.	
	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.
	(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)	(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)	
Tortuosité (cm/cm)	1.33	62.8	1.7	5.8	61.7	39.5	7	12.1	8.1	4.7	1.6	51.6	32

Les valeurs de tortuosité obtenues sont très variables. Cette variabilité n'est liée ni au système de culture, ni au site, ni à l'horizon.

Mis en relation avec la conductivité hydraulique à saturation (figure 69), ce paramètre descriptif n'est pas corrélé au fonctionnement du sol ($p > 0.05$).

Cependant, compte tenu du mode de calcul utilisé dans notre étude, nous pouvons remettre en question la qualité de descripteur tel que nous l'avons défini. La tortuosité d'un réseau semble difficile à apprécier autrement que par la moyenne de la tortuosité relative à chacune des galeries. Dans le cadre de notre étude, la difficulté à individualiser les galerie au sein des réseaux rend presque impossible le calcul de la tortuosité.

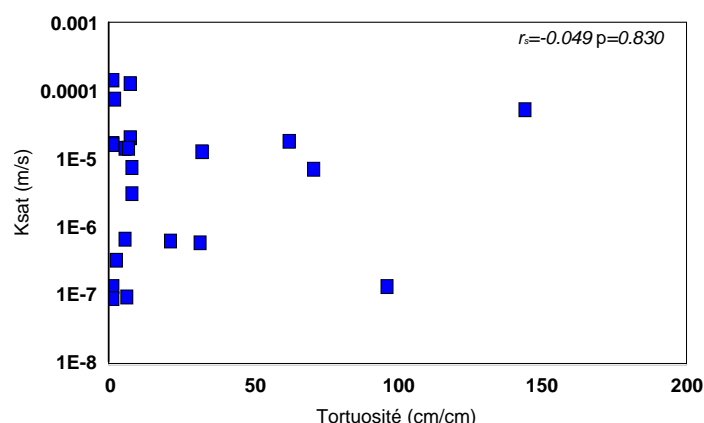


Figure 69 : Diagramme de dispersion entre la tortuosité du réseau poral (cm/cm) et la conductivité hydraulique à saturation (K_{sat} , m/s)

3.314 Taux de branchement

Les données du taux de branchement moyennes observés dans les modalités sont reportées dans le tableau 47.

Tableau 47 : Taux de branchement (%) de la porosité effective. Les valeurs données pour l'horizon supérieur (0-25 cm) correspondent à la moyenne des mesures sur les 3 blocs de sol ; celles données pour l'horizon inférieur (25-50 cm) correspondent à une mesure unique

	Quimper							Rennes					
	Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma		Prairie tempo.	Maïs inter-rang		Maïs rang		Prairie perma.	
	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.	Horizon sup.	Horizon inf.
	(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)	(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)		(0-25 cm)	
Taux de branchement (nb/cm) %	3	1.3	3.4	6.7	7.5	9.6	8.5	11	5.9	4.7	5	15.2	4.5
Ecart-type	0		0.6		3.4	5.		0.7		1.2		6.5	

D'une manière générale les valeurs du taux de branchement obtenues dans notre étude sont inférieures à celles rencontrées dans la littérature. Cela peut avoir comme origine le mode de calcul du taux de branchement qui est différent suivant les auteurs. Cela peut être lié au fait que dans le cas présent le taux de branchement est caractéristique de la porosité effective, or dans la plupart des études le taux de branchement caractérise l'ensemble du réseau (Capowiez, 1999 ; Jégou, 1998).

• Variabilité inter modalité

En ce qui concerne l'horizon A, sous le maïs de Quimper, il n'y a pas de différence du taux de branchement sous le rang et sous l'inter-rang, contrairement au maïs de Rennes où le taux de branchement est beaucoup plus important sous l'inter-rang.

Les taux de branchement observés sous les prairies permanentes sont plus importants que ceux observés en maïs, quel que soit le site d'étude. Les galeries lombriciennes présentes sous le maïs,

bien que nombreuses sont donc faiblement ramifiées, contrairement aux galeries observées sous la prairie. Sur Quimper, la prairie temporaire présente le taux de ramification le plus important.

- **Variabilité inter site**

Les taux de ramification sont plus importants sur le site de Rennes que sur celui de Quimper. Cette différence pourrait être mise en relation avec la structure spécifique du peuplement des deux sites. En effet, les travaux de Jégou et al. (1998, 1999), ainsi que ceux de Bastardie *et al.*, (2003) tous deux menés en microcosmes, mettent en évidence le taux de branchement important du réseau de galeries d'*A. giardi* qui dans le cadre de notre étude est une des espèce anécique dominante sur le site de Rennes ; de la même manière ces auteurs montrent le caractère peu ramifié du réseau de *L. terrestris*. Si dans notre étude, cette dernière espèce est absente sur Quimper, la description morphologie réalisée grâce à la reconstitution en 3 dimensions dans le chapitre précédent (Ch. 4), nous a permis de constater les similitudes de réseaux entre *L. terrestris* et *L. friendi*.

- **Variabilité inter horizon**

Aucune tendance ne peut être dégagée concernant la variabilité du taux de branchement entre l'horizon de surface et l'horizon de profondeur (25-50 cm).

- **Relation avec la mesure de conductivité**

Les mesures de conductivité à saturation sont significativement corrélées aux taux de branchement ($p=0.006$). Cependant cette corrélation est négative : l'augmentation du taux de branchement est associée à une diminution de la conductivité (figure 70).

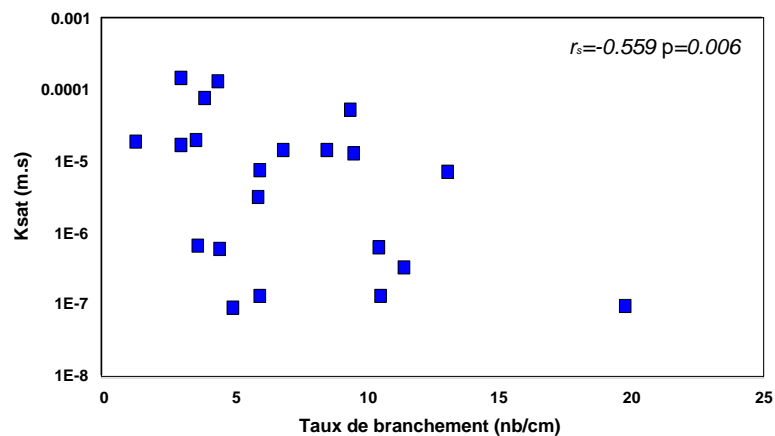


Figure 70 : Diagramme de dispersion entre la conductivité à saturation et le taux de branchement

3.315 Inclinaison

L'inclinaison est donnée par rapport au plan vertical ; 5 classes d'orientation sont définies, la classe 0 caractérisant un pore d'orientation verticale. L'inclinaison générale du réseau de pores est calculée à partir des inclinaisons prises par chacun des segments constituant le réseau.

Les résultats sont représentés sur la figure 71, la figure A correspondant aux valeurs pour chacune des répétitions, la figure B représentant les valeurs moyennes (seules les valeurs de l'horizon A ont été moyennées, l'absence de répétition dans l'horizon B ne le permettant pas).

D'une manière générale, les segments constituant les réseaux effectifs présentent tous des orientations appartenant uniquement à 3 classes d'orientation, c'est à dire comprises entre 36° et 90° par rapport à l'horizontal. Aucun pore d'orientation inférieure à 36° (orientation tendant vers l'horizontal), ne semble participer à la porosité effective.

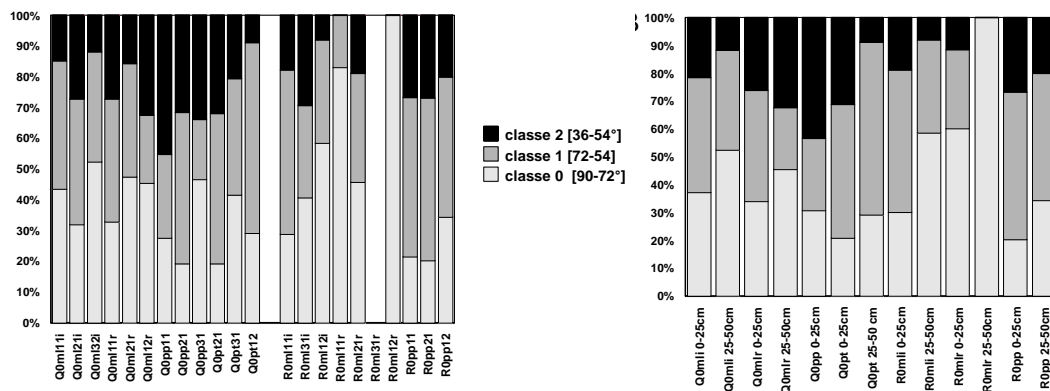


Figure 71 : Données relatives des inclinaisons des segments constituant le réseau de galeries,

A) : valeurs pour chacune des répétitions ; **B)** : valeurs moyennes

Codification : "Q" Quimper, "R" Rennes, "ml" mais, "i" inter-rang, "r" rang, "pp" prairie permanente, "r" prairie temporaire ; le premier chiffre correspond à la répétition, le second chiffre correspond à la profondeur : "1" 0-25 cm, "2" 25-50 cm.

- Variabilité inter modalité

En ce qui concerne l'horizon *supérieur 0-25 cm*, sous le maïs du site de *Quimper*, il n'y a pas de différence significative entre les inclinaisons des réseaux observés sous le rang ou sous l'inter-rang : ils sont majoritairement composés de segments d'inclinaison comprise entre 90 et 54° par rapport à l'horizontale (77%), les classes 0 et 1 étant représentées à part égale. Deux hypothèses peuvent être émises :

- compte tenu du fait que dans le maïs de Quimper, le peuplement lombricien est majoritairement composé d'endogés (Chapitre 2), il semblerait que les conditions environnementales sous maïs modifient le comportement de ces individus. En effet, la bibliographie rapporte que les endogés génèrent des réseaux anastomés de galeries majoritairement horizontales à sub-horizontales complexes (Lee & Foster, 1991). Cependant on reconnaît aussi aux lombriciens une certaine plasticité comportementale (Lavelle, 1983) en liaison avec des contraintes environnementales (Jeanson, 1966) ou des environnements différents, qui pourrait notamment les mener à créer un réseau de galeries plus vertical.

- le réseau effectif est le seul fait des rares anéciques présents, qui en l'occurrence sur Quimper sont des épi-anéciques (*L. friendi*) dont le réseau de galerie serait vertical.

Inversement, les segments observés sur la prairie permanente présentent des inclinaisons plus contrastées puisque en moyenne 45% sont d'inclinaison moins verticales (classe 2) et 31% sont proches de la verticalité (classe 0). La prairie temporaire présente en moyenne un réseau poral à inclinaison intermédiaire aux deux autres situations, avec une majorité de segments d'inclinaison comprise entre 18 et 36° par rapport à la verticale.

Sur le site de *Rennes*, en ce qui concerne le maïs, les orientations des galeries apparaissent sensiblement plus verticales sous le rang de maïs que sous l'inter-rang. Ceci pourrait s'expliquer par l'interaction entre le système racinaire et l'activité des lombriciens, notamment des anéciques qui sont relativement abondants dans cette zone (Chapitre 2). Cependant, cette différence d'orientation liée potentiellement à la présence du plant de maïs n'étant pas vérifiée sur le site de *Quimper*, de nouvelles études seront nécessaire pour valider un tel résultat.

- **Variabilité inter site**

Globalement, aucune différence significative dans l'orientation des segments n'est observée entre le site de Quimper et celui de Rennes. Cependant, comparant les modalités sous maïs, les réseaux observés sur Rennes apparaissent plus verticaux que ceux observés à Quimper. Ce résultat pourrait être mis en relation avec le peuplement lombricien, la densité relative d'anéciques étant plus importante sur Rennes.

- **Variabilité inter horizon**

Sur la majorité des situations étudiées, les segments observés sur l'horizon inférieur 25-50 cm présentent des orientations sensiblement plus verticales que celles des segments de l'horizon supérieur 0-25 cm. Cette modification d'orientation pourrait être mise en relation avec la localisation des lombriciens dans le sol et notamment la présence d'anéciques qui, creusant des galeries verticales à sub-verticales, sont capables de forer jusqu'à plus de 1 m de profondeur (Lee and Foster, 1991).

3.32 Caractéristiques propres aux galeries

Dans ce paragraphe, les relations pouvant exister entre les conductivités à saturation et les caractéristiques des galeries sont étudiées en intégrant les caractéristiques des galeries que nous avons identifiées lors de la reconstruction en 3 dimensions du réseau de galeries (Chapitre 4) et lors du marquage des galeries fonctionnelles au bleu de méthylène.

Afin de tester ces différents paramètres descripteurs, nous nous focaliserons sur les galeries pouvant jouer potentiellement un rôle sur la conductivité dans le sol, galeries que nous qualifierons de potentiellement effectives. C'est pourquoi, nous étudierons la relation pouvant exister entre la conductivité hydraulique à saturation et les galeries que nous avons reconnues comme étant ouvertes à la surface du sol (continuité de classe 1 et 2). Parmi ces galeries ouvertes à la surface, certaines d'entre elles sont aussi ouvertes à la base du bloc (classe 1) alors que d'autres finissent dans le bloc ou sur les bords (classe 2). Les travaux de Joschko *et al.*, (1989) menées au laboratoire

sur des sols reconstitués, mettent en évidence le fait que les galeries qui n'aboutissent pas à la base du bloc influencent uniquement le taux d'infiltration de l'eau dans les sols, mais ne participent pas à la conductivité à saturation. Partant de cette hypothèse, nous limiterons notre approche aux galeries continues sur l'ensemble du bloc de sol (classe 1) (tableau 48).

D'une manière générale, les valeurs de conductivité à saturation mesurées sont faibles, comprises entre $1.39\text{E-}07$ et $1.34\text{E-}05$ m/s, définissant des sols semi-perméables. Seul le bloc ROML21r (maïs rang de Rennes) présente une conductivité plus importante $1.40\text{E-}04$ m/s.

En ce qui concerne les blocs QOPT11 et QOPT21 (prairie temporaire de Quimper), la reconstruction en 3 dimensions du réseau a mis en évidence l'absence de galeries continues sur les blocs. Cette observation a été ensuite confirmée par le marquage des galeries fonctionnelles au bleu de méthylène. Cette absence de galerie continue sur le bloc peut expliquer les faibles valeurs de conductivité qui dans ce cas correspondent majoritairement à la conductivité de la matrice.

Tableau 48 : Paramètres descriptifs des galeries observées sur 6 blocs et Ksat associées.

Codification : "Q" Quimper, "R" Rennes, "PP" prairie permanente, "PT" prairie temporaire, "ml" maïs, "i" inter-rang, "r" rang ; le premier chiffre correspond à la répétition, le second chiffre correspond à la profondeur : "1" 0-25 cm

Paramètres	Modalités						
	QOPP11	QOPT11	QOPT21	ROML11i	ROML21r	ROML31r	
Nombre total de galeries identifiées	4	4	4	7	10	3	
Nombre de galeries potentiellement effectives	1	0	0	(1)	1	2	
Diamètre moyen (mm)	6.1			7.8	7	6.8	7
Longueur (mm)	270			286	260	286	495
Nombre d'ouvertures à la surface	1			2	1	1	3
Orientation	0			0	0	0	0
Nb. de branchement	1			4	0	1	3
Tortuosité (mm/mm)	1.08			1.14	1.05	1.13	1.98
Ksat mesuré (m/s)	$1.34\text{E-}05$	$9.96\text{E-}06$	$7.39\text{E-}06$	$6.60\text{E-}07$	$1.40\text{E-}04$	$1.39\text{E-}07$	$1.39\text{E-}07$

En ce qui concerne ROML11i (maïs inter-rang Rennes), le marquage au bleu de méthylène nous a permis d'apprécier une discontinuité de la galerie qui n'avait pas été caractérisée lors de la reconstruction en 3 dimensions : l'entraînement de particules lors des mesures de conductivité semble avoir obstrué la galerie dans les derniers centimètres du sol. De ce fait, la très faible conductivité de ce bloc peut être liée à l'absence de galerie réellement continue sur l'ensemble du bloc.

En ce qui concerne ROML21r (maïs rang, Rennes), la reconstitution en trois dimensions du réseau avait permis d'identifier un grand nombre de galeries ouvertes à la surface du bloc. L'observation des galeries fonctionnelles marquées au bleu a mis en évidence la forte discontinuité de la plupart de ces galeries et seulement une d'entre elles s'est avérée continue. Un résultat similaire est observé pour le bloc QOPP11. En ce qui concerne ROML31r, parmi les trois galeries identifiées, deux se sont avérées percolantes sur l'ensemble du bloc.

Compte tenu du caractère percolant de ces galeries, la conductivité hydraulique des blocs de sol pourrait être majoritairement due au fonctionnement de ces galeries continues qui par leur caractéristiques deviendraient des voies d'écoulement préférentiel (Ehlers 1975 ; Edwards *et al.*, 1988).

Dans le but d'apprécier la fonctionnalité de ces galeries, nous nous proposons de comparer la valeur de conductivité mesurée sur les blocs QOPP11, R0ML21r et R0ML31 et la valeur de conductivité liée aux galeries, calculées compte tenu de leurs caractéristiques (longueur, diamètre). Afin de pouvoir comparer nos résultats avec ceux obtenus dans d'autres travaux de recherche, dans cette partie de l'étude, nous donnerons aussi les valeurs de flux hydriques, qui sont préférentiellement présentées dans la bibliographie.

Les flux (q) sont calculés en considérant les galeries comme des tubes capillaires auxquels la loi de

Poiseuille s'applique : $q = \frac{\pi \cdot r^4}{8\mu} \frac{\Delta P}{L} = k(\Delta P)$ où r est le rayon de la galerie, L la longueur de la galerie, ΔP la différence de pression, μ la viscosité de l'eau.

Dans le cas de la galerie de R0ML21r, le réseau de galeries est constitué d'un seul tube capillaire, sans branchement, au quel cas la loi de Poiseuille s'applique simplement.

Dans le cas de QOPP11, la galerie unique présente une ramification ; compte tenu de la petite taille du segment branché ainsi que de sa non connexion avec la surface ou l'extrémité du bloc de sol, ce segment intervient de manière tout à fait négligeable par rapport à la galerie principale, c'est pourquoi nous le considérerons comme un segment "inactif" et nous calculerons le flux par l'application de la loi de Poiseuille simplement.

Dans le cas de R0ML31r, le réseau est constitué de deux galeries effectives caractérisées par des nœuds de ramification. Dans ce cas, les calculs de conductivité sont réalisés à partir de la moyenne arithmétique lorsque les segments des galeries sont organisés en parallèle, ou de la moyenne harmonique, lorsque les segments sont organisés en série.

Moyenne arithmétique $\frac{K_{eq}}{l_{eq}} = \frac{K1}{l1} + \frac{K2}{l2}$ où K_{eq} est la conductivité équivalente, l_{eq} la longueur

Moyenne harmonique $\frac{l_{eq}}{K_{eq}} = \frac{l1}{K1} + \frac{l2}{K2}$

- Valeurs mesurées de conductivité et de flux des blocs de sol (tableau 49)

Tableau 49 : Valeurs des conductivités et des flux mesurées pour les blocs.

Codification : "Q" Quimper, "R" Rennes, "PP" prairie permanente, "MLr" mais rang
le premier chiffre correspond à la répétition, le second chiffre correspond à la profondeur : "1" 0-25 cm

Blocs de sol	Conductivité (Ksat)		Flux (q)	
	m/s	cm/h	cm ³ /h	l/h
QOPP11	1.34 E-05	4.8	1669	1.7
R0ml21r	1.40 E-04	50.4	17447	17.4
R0ML31r	1.39 E-07	0.0504	17.44	0.017

- Valeurs calculées de flux des galeries (tableau 50)

Variables fixes : $\Delta P = 26 \text{ cm}$ (2.5481 kPa) et $\mu = 1$ (à 20°C)

Variables propres aux galeries : r et L (tableau X, avant),

Tableau 50 : Valeurs de flux en l/m et l/h, calculés pour chaque galerie
Codification : "Q" Quimper, "R" Rennes, "PP" prairie permanente, "MLr" mais rang
le premier chiffre correspond à la répétition, le second chiffre correspond à la profondeur : "1" 0-25 cm

Blocs de sol	N° de galerie	Flux (q)	
		l/m	l/h
QOPP11	1	19.2	1152
ROML21r	1	46.56	2739
ROML31r	1	28.3	1698
	2	29.1	1746

Ces valeurs théoriques de flux hydrique pour chacune des galeries sont très supérieures à des valeurs mesurées au terrain : Bouma *et al.*, (1982) obtiennent des flux variant entre 1.2 et 17 l/h pour des galeries de 6 mm de diamètre, Ehlers (1975) un flux de 4.8 l/h pour une galerie de 7 mm de diamètre, et Shipitalo & Butt (1999) mesurant le flux dans une galerie de *L. terrestris* (7.5 mm de diamètre équivalent) obtiennent des valeurs variant entre 1.1 et 63.5 l/h.

Cette différence entre valeur théorique et valeur mesurée peut être liée à des différences de protocole, notamment des différences dans la charge appliquée qui n'est pas toujours précisée ; mais elle peut aussi être liée à des variabilités morphologiques de terrain, notamment des constriction, qui ne sont pas intégrées lors de l'application de la loi de Poiseuille. En effet la loi de Poiseuille définit l'écoulement de l'eau dans un tube capillaire de géométrie fixe, or le sol est loin d'être un réseau de tubes rectilignes de diamètre constant sur toute leur longueur. Cela démontre la limite d'application de la loi de Poiseuille dans le cas de structure complexe comme le sol.

Néanmoins, même si les valeurs du flux obtenues par l'application de la loi de Poiseuille, sont surestimées dans le cadre de notre étude, il n'en demeure pas moins que dans le cas de ROML21r, la valeur du flux de l'unique galerie calculée est 154 fois plus importante que le volume ayant réellement percolé à travers notre bloc et que dans le cas de ROPP11, elle est 680 fois plus importante. Cette différence nous amène à poser deux hypothèses (en plus de la limite d'application de la loi) :

- hypothèse 1 : les caractéristiques que nous avons données à la galerie et qui sont issues de l'analyse d'image en 3 dimensions sont surestimées par rapport à la réalité. Cependant, cette hypothèse ne semble pas pouvoir être retenue, car si les caractéristiques de la galerie et notamment le diamètre qui est une variable prépondérante dans le calcul du flux ont pu être surestimées lors de l'étude du réseau en 3 dimensions en raison d'un problème de seuillage de l'image, les valeurs de ces caractéristiques ont toutefois été confirmées lors de l'étude des tranches de sol marquées au bleu de méthylène. Nous pouvons donc être assuré de la qualité des informations recueillies.
- hypothèse 2 : lors de l'approche expérimentale, la galerie n'a pas percolé à son optimum en raison de variations morphologiques non prises en compte dans la loi de Poiseuille, telles que les constriction qui sont reconnues comme modifiant considérablement le flux. Nous allons tester cette seconde hypothèse.

Test de l'influence des constriction sur la percolation d'une galerie

Selon Poiseuille, le diamètre du pore joue un rôle majeur dans le flux hydrique, le débit (q) étant proportionnel à la 4^{ème} puissance du rayon (r) :

$$q = \frac{\pi \cdot r^4}{8\mu} \frac{\Delta P}{L} = k(\Delta P),$$

Nous pouvons alors nous poser la question à savoir "compte tenu de la mesure du flux du bloc, quelles variations du diamètre et de la longueur de la galerie pourraient être à l'origine d'une modification de flux expliquant la faible valeur mesurée sur notre bloc ?"

Pour répondre à cette question, nous partons du bloc présentant la configuration la plus simple (ROML21r) à savoir une seule galerie et sans aucun embranchement (diamètre 0.7 mm, longueur 26 cm). Nous faisons évoluer les caractéristiques initiales de cette galerie (r, l) de cette galerie en imposant une constriction de rayon (r_1), sur une longueur l_1 (figure 72).

En partant de la relation 1), la valeur du rayon de la constriction peut être calculée selon la relation 2) :

$$1) \quad \frac{l}{r_{eq}^4} = \frac{l_1}{r_1^4} + \frac{l_2}{r_2^4}$$

$$2) \quad r_1 = \left[\frac{l}{l_1} \left(\frac{1}{r_{eq}^4} - \frac{1}{r_2^4} \right) + 1 \right]^{-0.25}$$

où r_1 est le rayon de la constriction, l_1 sa longueur, r_2 le rayon de la galerie initiale, l_2 la nouvelle longueur après application de la constriction

r_{eq} qu'est-ce ?

$$r_2 = 3.5mm$$

$$r_{eq} = 0.83mm$$

valeurs fixes :

$$l = 260mm$$

$$l = l_1 + l_2$$

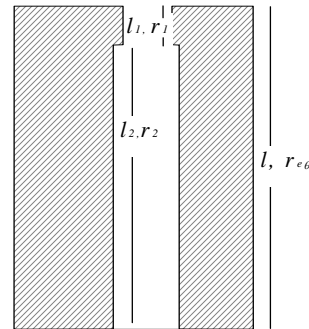


Figure 72: Schéma d'une galerie présentant une constriction de longueur l_1 et de rayon r_1

La résolution de cette équation à une inconnue, permet d'obtenir les valeurs que la constriction devrait prendre pour que l'on obtienne le flux de 17.7 l/h mesuré sur le bloc (figure 73).

Cette figure montre que pour obtenir le flux mesuré lors de notre expérimentation (17.7 l/h), il est nécessaire que l'ouverture de la galerie soit limitée à 0.3 mm de rayon sur 4 mm de hauteur. Ces dernières caractéristiques d'ouverture de la galerie apparaissent donc éloignées de celles préalablement définies.

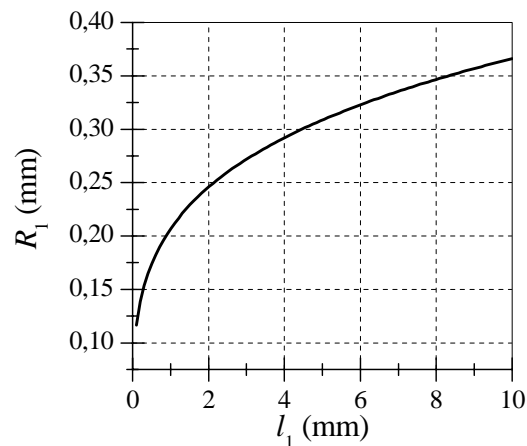


Figure 73 : Evolution du rayon et de la longueur de la constriction

Comment une telle modification de l'ouverture peut-elle avoir lieu ?

L'obstruction du pore à la surface du sol suggère un transfert de particules de la surface du sol vers l'entrée même du pore. Ce transfert peut avoir une origine éolienne ou peut dépendre essentiellement d'événements pluvieux comme le suggère de nombreux travaux. Ces particules qui viennent modifier l'ouverture de la galerie peuvent être minérales (particules minérales liées à la matrice du sol) ou organiques en lien avec des dépôts organiques de surface. Mais ces particules localisées à la surface du sol peuvent aussi être liées à l'activité même des lombriciens. C'est ainsi, que les turricules déposés à la surface du sol peuvent être désagrégés lors d'événements pluvieux et peuvent ensuite obstruer totalement ou en partie l'ouverture des galeries. L'évolution des turricules, et notamment leur stabilité, dépend de leurs caractéristiques chimiques telles que la teneur en matière organique, mais elle est aussi étroitement liée aux contextes climatiques. En effet sans perturbations climatiques majeures telles que des pluies, la stabilité des turricules déposés à la surface va augmenter du fait des cycles de réhumectation-séchage mis en évidence en général sur les particules du sol (Le Bissonais, 1988) et plus particulièrement sur les turricules de lombriciens (Hindell *et al.*, 1997b). Cependant lors d'événements pluvieux, ces turricules vont subir une désagrégation due au mécanisme du splash lié aux gouttes de pluies (Van Hoof, 1983). Les particules désagrégées seront ensuite facilement entraînées. Ainsi les travaux de Le Bayon *et al.* (2002) réalisés en système tempéré mettent en évidence l'influence significative des événements pluvieux (simulation de pluie) sur l'érosion des turricules et parallèlement l'influence significative des turricules dans la réduction de l'érosion.

Les travaux de Ela *et al.*, (1992), étudiant dans des mésocosmes contenant des vers de terre, l'influence d'une croûte de surface sous simulation de pluie, sur le fonctionnement des macropores, ont mis en évidence le colmatage des macropores de taille inférieure à 5 mm, ce qui a pour conséquences une diminution importante de leur fonctionnement. De la même manière, dans notre étude, la désagrégation des turricules de surface peut donc s'accompagner d'une diminution de l'ouverture du pore à l'interface sol-atmosphère. Cela sera d'autant plus important sur le site rennais où la texture limoneuse est très battante structurale (Marinissen *et al.*, 1996 ; Schrader *et al.*, 1995 ; Shipitalo & Protz, 1989) et la teneur en matière organique est faible (Flegel *et al.*, 1998). Toutes ces informations extraites de la bibliographie rendent compte de la complexité d'apprécier

l'influence d'un événement pluvieux sur la désagrégation des turricules et indirectement sur la réduction du diamètre d'ouverture des pores.

3.4 Application du modèle

Les valeurs mesurées et simulées sont mises en relation dans la figure 74.

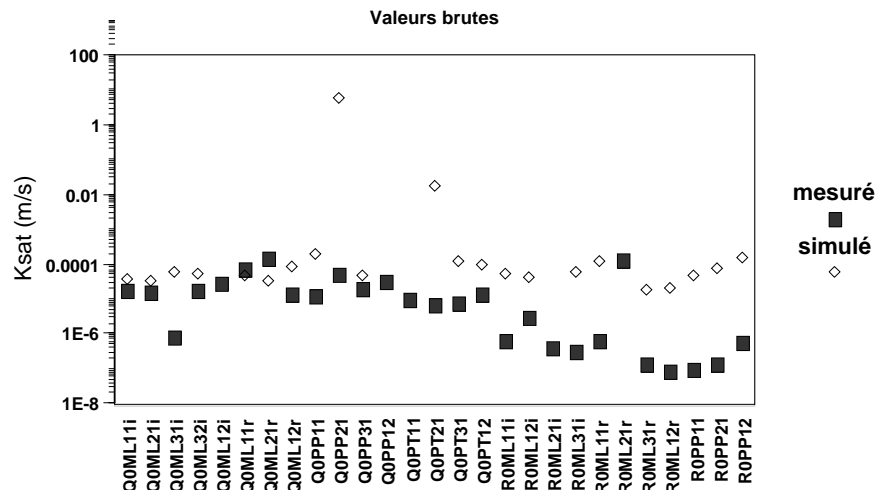


Figure 74 : Valeurs de conductivité à saturation mesurées et simulées

La comparaison de ces valeurs permet de distinguer trois situations :

- les valeurs simulées plus importantes que les valeurs mesurées : cela a été observé pour 14 blocs dont tous les blocs sur Rennes
- les valeurs simulées et mesurées sont relativement proches : cela est observé pour 7 blocs et uniquement sur Quimper
- il n'a pas été possible de simuler les mesures de Ksat.

D'une manière générale, le modèle appliqué a donc tendance à surestimer les conductivités à saturation. Nous pouvons évoquer plusieurs causes possibles :

- la première peut venir de la résolution de nos images initiales : le passage au scanner nous a permis d'obtenir une image tous les 1 mm avec une résolution de 0.4 mm en X, Y (et donc de 1 mm en z). Lors de la reconstruction volumique, les voxels créés avaient une arête de 0.7 mm. Lors de la segmentation de l'image, un lissage est réalisé afin d'identifier les pores de diamètre homogène. Il est possible que lors de ces différentes interventions, une perte de l'information ait pour conséquence une diminution des microtopographies, qui pourraient successivement diminuer la conductivité,
- la deuxième peut venir de la limite même du modèle qui se basant sur des descripteurs morphologiques n'intègre pas l'état de surface. Il semblerait donc intéressant d'accorder une place privilégiée à cet état de surface et au diamètre d'ouverture à l'interface sol-atmosphère,
- la troisième peut aussi venir de nos mesures elles-mêmes et du protocole utilisé (perméamètre à charge constante). Dans notre étude, le maintien de la charge constante s'est effectué par le haut. Cependant, ce type d'alimentation peut provoquer des entraînements de particules dans les

galeries ouvertes à la surface et diminuer ainsi la conductivité. Cet entraînement sera d'autant plus important que la structure de surface sera peu stable (cas des limons de Rennes). Il serait donc préférable dans des mesures prochaines d'adapter le protocole permettant un maintien de la charge constante par remontée capillaire.

Dans quatre situations, il n'a pas été possible de simuler des conductivités. Cela s'explique dans certains cas par l'absence réelle de continuité des galeries (QOPT2), ou par une continuité non appréciée liée à la résolution de l'image.

Enfin, on note que dans 7 situations, les valeurs simulées sont proches des valeurs mesurées, ce qui crédite dans une certaine mesure la qualité du modèle. Bien que les valeurs simulées soient majoritairement plus importantes que les valeurs mesurées, elles restent cependant dans un ordre de grandeur comparable aux valeurs mesurées, contrairement à la simple application de la loi de Poiseuille. L'intégration des paramètres de morphologie porale et de la structuration en trois dimensions du réseau a donc permis d'améliorer l'appréciation du fonctionnement hydrique du sol.

4. Discussion

Un des objectifs de cette partie était d'étudier la relation pouvant exister entre les conductivités hydrauliques (mesurées à saturation) d'un sol soumis à différentes contraintes agro-pédo-climatiques et les peuplements lombriciens. Pour ce faire, nous avons tenu compte du peuplement lombricien récolté précisément au-dessus du bloc de sol sur lequel est mesurée la conductivité (zone directe), ainsi que le peuplement récolté au-dessus et en périphérie du bloc de sol (zone périphérique). Nous avons étudié la relation en tenant compte de l'ensemble du peuplement, y compris les épigés, puis en distinguant les catégories écologiques susceptibles de participer à la création de galeries (endogés et anéciques). Enfin, nous avons distingué au sein des endogés et des anéciques, les stades de développement des individus (adultes et juvéniles).

L'ensemble des tests de corrélation entre les mesures physiques et les différentes mesures biologiques est apparu non significatif. **Dans le cadre de notre étude, il n'existe pas de relation entre l'abondance ou la biomasse du peuplement lombricien et la conductivité à saturation. De la même manière aucune influence propre à une catégorie écologique ou à une association "catégorie écologique-stade de développement" sur la conductivité ne semble exister.**

Dans le cadre de notre étude le grand nombre de situations pourrait à lui seul expliquer cette absence de relation et l'interférence entre les différents paramètres étudiés pourrait être la source de cette absence de relation (contextes texturaux, localisation sous le rang et dans l'inter-rang). Cependant, une très forte variabilité intra-système des réponses a aussi été observée. C'est pourquoi, il serait souhaitable de réaliser de nouvelles expériences en augmentant le nombre de répétitions au sein des systèmes, afin de mieux appréhender tant les variabilités intra-systèmes que les variabilités inter-systèmes.

Malgré ces variabilités, l'absence de corrélation est un fait déjà relevé dans des travaux effectués dans des systèmes moins variés. Ainsi les travaux de Shipitalo & Butt (1999) confirment l'absence de corrélation entre la biomasse lombricienne et la conductivité des réseaux de galeries créés majoritairement par *L. terrestris*. Si de nombreux travaux ont démontré la contribution directe des galeries de lombriciens aux mouvements d'eau dans le sol (Bouma *et al.*, 1982 ; Edwards *et al.*, 1989 ; Urbanek & Dolezal, 1992 ; Joschko *et al.*, 1993 ; Wang *et al.*, 1994 ; Schröder *et al.*, 1995), l'attribution à un rôle particulier d'une espèce ou d'un groupe d'espèces ne semble pas aisé à réaliser. En ce sens, dans le cadre de notre étude, la présence de structures spécifiques différentes entre les deux sites d'étude nous a permis de supposer des fonctionnements différents entre les épi-anéciques qui dominent sur le site de Quimper (*L. friendi* et *L. r. rubellus*) et ceux d'anéciques présents sur le site de Rennes (*A. giardi* et *A. longa*) : les galeries créées par les épi-anéciques apparaissent participer de manière plus importante à la conductivité de l'eau dans les sols. **Ce résultat renforce l'idée d'une forte variabilité comportementale mais aussi fonctionnelle existant au sein d'une même catégorie écologique prise au sens large du terme ("anécique") et la nécessité d'une définition des catégories écologiques en lien avec ces variabilités.**

Parmi les différents paramètres descriptifs des réseaux de galeries testés vis à vis du fonctionnement hydrique du sol, notre étude a mis en avant le caractère peu informatif de la longueur et du volume du réseau effectif. Ce résultat est en accord avec les travaux de Shipitalo & Butt (1999) et suggère qu'un réseau long et volumineux n'induit pas de manière systématique un transfert hydrique plus important qu'un réseau plus court et moins volumineux. L'étude de l'inclinaison des réseaux de pores a mis en évidence que les galeries effectives avaient une orientation à tendance verticale ou sub-verticale (inclinaison supérieure à 36 °), confirmant le rôle important de l'anisotropie des galeries dans l'écoulement des fluides ; cependant, ce descripteur n'a pu être relié aux conductivités hydriques.

Contrairement à cela, le taux de branchement est apparu dans notre étude comme pouvant être relié de manière inverse au fonctionnement hydrique du sol : il existe une corrélation négative entre le taux de branchement et la conductivité hydrique. De ce fait, les sols de prairie permanente qui présentent un taux de branchement plus important que les sols sous maïs, sont associés à des conductivités moins importantes. Si l'interconnectivité des réseaux est connu comme pouvant influencer positivement le fonctionnement hydrique (Bastardie *et al.*, 2002), le taux de branchement semble lui diminuer ce fonctionnement.

Inversement, la continuité des galeries montre une influence positive dans le fonctionnement hydrique du sol, complétant les travaux d'Allaire-Eleung *et al.*, 2000 réalisés sur des macropores en milieu artificiel : malgré la présence d'un grand nombre de galeries ouvertes à la surface du sol, la conductivité hydraulique à saturation n'est liée qu'aux galeries ouvertes aux deux extrémités du bloc (continuité classe C1). **La continuité des pores aura donc un rôle majeur sur les transferts d'eau dans les sols** : les galeries ouvertes aux deux extrémités auront un rôle dans la conductivité hydraulique à saturation, les galeries ouvertes uniquement à la surface du sol ne participeront qu'à l'infiltration dans les sols (Joschko *et al.*, 1989).

Cependant, malgré l'importance de ces paramètres descriptifs, nous avons mesuré des conductivités hydrauliques de certaines galeries continues bien en dessous des valeurs attendues compte tenu de leur diamètre, suggérant que les paramètres morphologiques étudiés n'étaient pas dans notre cas les facteurs limitants. **Ainsi, les résultats de notre étude suggèrent qu'au delà du diamètre moyen d'une galerie continue, c'est avant tout son diamètre d'ouverture à la surface du sol qui est le paramètre explicatif de la conductivité hydraulique du sol en conditions saturées.**

La diminution de l'ouverture du pore à la surface peut-être associée à une modification de l'état de surface en lien notamment à la désagrégation des turricules. Cette désagrégation peut avoir lieu lors d'événements pluvieux. Compte tenu du nombre important de facteurs pouvant intervenir sur la stabilité des turricules (texture, cycle de réhumectation/séchage, teneur en matière organique, âge du turricule, activité microbienne) et de l'influence spécifique des événements pluvieux liée à l'intensité et à la durée de l'événement (Cros-cayot, 1998), il semble difficile de pouvoir préjuger de l'influence d'une pluie sur la diminution de l'ouverture du pore à la surface. Par ailleurs, si pour expliquer la modification de l'état de surface de la porosité, nous avons focalisé notre interprétation sur l'impact d'un événement pluvieux sur la désagrégation des turricules, d'autres facteurs peuvent aussi être à l'origine d'une modification de l'état de surface. Il en est ainsi de l'action des animaux qui lors du piétinement affectent la morphologie porale de surface (Lamandé et al., 2002) et agissent aussi certainement sur l'état des turricules ; ou encore, les passages des engins auront eux aussi un rôle sur l'état des turricules. La prise en compte de tous ces facteurs (climat, animaux, engins) complexifie donc la maîtrise de l'évolution de l'état de surface et par la même la compréhension du fonctionnement hydrodynamique des sols.

Malgré tout, il est tentant d'échafauder des scénarios d'évolution des turricules en lien avec les événements pluvieux, en posant les postulats que (i) le dépôt de turricules à la surface du sol se fait préférentiellement la nuit lors de la remontée des animaux à la surface, (ii) les turricules frais sont moins stables que les turricules plus âgés. Partant de ces hypothèses, un événement pluvieux intervenant le matin aurait pour conséquences de désagréger le turricule frais et, formant une croûte de surface, pourrait diminuer la taille d'ouverture du pore (Ela *et al.*, 1992) ; au contraire, une pluie intervenant en fin de journée aurait pour conséquences de fragmenter le turricule plus "âgé", entraînant les particules (LeBayon *et al.*, 2002). Il serait donc intéressant de tester les conséquences de tels scénarios en réalisant des pluies artificielles à différents moments de la journée, tenant compte de la fraîcheur des turricules, et d'apprécier le rôle sur l'érosion (mesures de quantité de matière à l'exutoire) et sur l'obstruction des galeries (mesure de l'infiltration des pores).

Quoi qu'il en soit, quel que soit le scénario choisi (moment de l'événement pluvieux par rapport à l'âge du turricule) et quel que soit le facteur d'évolution de l'état de surface (climat, animaux, engins), notre étude a montré que le diamètre d'ouverture de la galerie est un des paramètres majeurs influençant la conductivité hydraulique. Ce résultat suggère donc que le fonctionnement hydrique du sol est fortement lié à l'entretien de la porosité de surface par les lombriciens. Ainsi, une porosité sera d'autant plus efficace pour l'infiltration de l'eau dans les sols que son ouverture à la surface du sol sera régulièrement entretenue. De ce fait, les espèces lombriciennes épi-anéciques et anéciques, compte tenu de leur comportement fouisseur qui aboutit à la formation de galeries permanentes, agissent donc de manière significative sur l'infiltration de l'eau dans les sols, mais leur présence dans le sol reste fondamentale pour maintenir cette porosité effective dans l'infiltration.

Par ailleurs, au-delà de la présence des lombriciens dans le sol, un autre facteur intervient aussi sur l'entretien de l'ouverture des galeries, il s'agit du maintien ou de l'arrêt de l'activité de ces organismes ingénieurs. En effet, les lombriciens sont susceptibles de cesser leur activité motrice pendant des périodes plus ou moins longues. Ainsi, en été, de nombreuses espèces se réfugient dans les couches profondes du sol et certaines d'entre elles s'enroulent dans des logettes d'estivation. Cette léthargie est principalement de deux types (Bouché, 1972) : 1) la quiescence est une léthargie temporaire directement provoquée par un facteur du milieu mais dont la manifestation cesse dès que ce facteur disparaît ; il s'agit d'un phénomène général qui peut toucher à peu près tous les lombriciens et concerne donc tant les épi-anéciques que les anéciques ; 2) la diapause est une léthargie déclenchée par un facteur externe (la déshydratation du milieu, un agent traumatisant tel qu'une importante amputation caudale) ; lorsque son processus est bien engagé, elle dépend d'une

régulation interne, vraisemblablement endocrine mais, contrairement à la quiescence, la levée du facteur inducteur ne la raccourcit que très peu (sur la phase finale) ; cette léthargie peut donc s'étaler dans le temps ; elle concerne notamment les anéciques du genre *Aporrectodea*. Une des conséquences de ces différentes réponses aux contraintes environnementales, est que l'entretien de l'ouverture de la galerie est directement fonction des espèces lombriciennes présentes dans le sol, suggérant un entretien plus constant par les lombriciens du genre *Lumbricus* comparé au genre *Aporrectodea*.

La compréhension du fonctionnement hydrique du sol nécessite donc une meilleure connaissance du rôle des paramètres morphologiques de la porosité, ainsi que du rôle spécifique des lombriciens.

Les différences entre les valeurs mesurées et les valeurs simulées, qu'elles soient liées à des problèmes méthodologiques (résolution de l'image, erreurs des mesures) ou au modèle lui-même soulève le problème de l'adéquation entre le modèle et l'objet étudié (compte tenu de la technique employée). En effet, deux exigences semblent s'opposer :

- d'une part le modèle requiert une résolution de l'image fine (meilleure sera la résolution et moins il y aura de perte d'information),
- d'autre part l'étude des macropores créés par les lombriciens, compte tenu de la taille de ces pores mais aussi de la distribution des individus, nécessite l'étude d'un volume de sol important. Or, la résolution et la qualité de l'image obtenue par tomographie aux rayons X est fonction de la taille et de la densité de l'objet.

In fine, si notre étude a permis d'identifier des descripteurs morphologiques ayant un rôle important dans le fonctionnement hydrique des sols, en mettant un accent particulier sur l'état de surface, elle a surtout permis de renforcer l'idée selon laquelle ces différents paramètres pris séparément ne peuvent être que peu ou pas reliés au fonctionnement hydrique du sol. C'est avant tout l'intégration d'un ensemble de descripteurs qui pourra expliquer, et *a fortiori*, qui pourra prévenir des mouvements d'eau dans les sols. Il est donc nécessaire de s'orienter vers l'étude d'un descripteur global ou intégrateur. Dans ce sens, la démarche développée par Bastardie *et al.*, (2002) répond en partie à cette demande : dans ces travaux, la continuité d'un pore n'est plus limitée à la seule ouverture à la surface et à la sortie du bloc, mais elle tient aussi compte de la connectivité du réseau. Dans un même ordre d'idée, le modèle que nous avons testé (Delerue, 2002) intègre un ensemble de descripteurs morphologiques (diamètre du pore et longueur) qui rendent compte en partie de la complexité du réseau poral et permet d'obtenir des mesures de conductivité hydraulique qui soient d'un ordre de grandeur nettement plus proche des valeurs réelles que lors d'une simple application de la loi de Poiseuille.

Conclusion

Conclusion générale

L'objectif général de ce travail de recherche est d'élargir les connaissances sur les interactions existant entre la diversité lombricienne et la macroporosité du sol, et d'apprécier l'influence de cette interaction sur le fonctionnement hydrique des sols. Replacée dans le contexte polyculture élevage breton, cette étude a visé à apprécier la variation de cette interaction en fonction de différents systèmes culturels (prairie permanente, prairie temporaire, monoculture maïs) et de 2 contextes pédo-climatiques (un contexte "granite-importante richesse organique du sol-importante pluviométrie", un second contexte "limon-plus faible richesse organique-plus faible pluviométrie").

Nous avons développé une approche de terrain, et appliqué un protocole permettant d'apprécier la **composante biologique** et la **composante physique** en une même unité de temps et de lieu.

Ce travail s'est articulé autour de 4 grandes questions :

- 1) Quelle est l'influence des conditions agro-pédo-climatiques sur la distribution des peuplements lombriciens ?
- 2) Quelle est l'interaction entre les lombriciens et la macroporosité observée in situ sur un profil de sol ?
- 3) En quoi la morphologie tridimensionnelle des réseaux de galeries "naturels" nous renseigne-t-elle sur les communautés lombriciennes et leurs activités ?
- 4) Comment se traduit l'interaction entre les lombriciens et la porosité du sol sur le fonctionnement hydrique ?

Quelle est l'influence des conditions agro-pédo-climatiques sur les peuplements lombriciens ?

Notre étude a permis de confirmer le rôle prépondérant du système de culture sur le peuplement lombricien : les systèmes en prairie permanente, comparés aux systèmes monoculture maïs, offrent les conditions les plus favorables au développement lombricien (en terme d'abondance, de biomasse et de richesse spécifique).

Au-delà de cette approche quantitative, il conviendrait de documenter de façon détaillée (qualitative) l'ensemble des pratiques culturales et de leur chronologie de façon à préciser leurs impacts sur la communauté lombricienne (gestion des pâtures, nature et quantité des amendements, période de labour...). Il serait particulièrement intéressant de suivre les peuplements lombriciens au cours d'un cycle de rotation, d'établir une cinétique précise des disparitions et recolonisations successives par les espèces afin de définir ainsi des groupes de réponses aux perturbations.

Ce suivi des pratiques doit s'associer à une approche qualitative de la matière organique. En effet, au-delà de la quantité de matière organique présente dans un sol, sa localisation dans celui-ci, son degré d'adsorption sur la matière minérale et son degré d'humification, semblent jouer un rôle essentiel sur le développement des organismes. L'évaluation de cette biodisponibilité pourrait expliquer une partie des différences observées au sein d'un même système cultural.

Qualité des descripteurs usuels et recherche de nouveaux descripteurs.

Si la valeur indicatrice de la densité et de la biomasse ont été confirmées, ces descripteurs simples présentent certaines limites, par rapport aux différences pédo-climatiques par exemple. Ces limites sont repoussées dès lors que le peuplement est caractérisé plus précisément, soit en termes de groupe écologique (épigé, anécique, endogé) ou en termes d'espèces.

Au-delà de ces descripteurs d'états élémentaires, notre étude a montré l'intérêt d'intégrer le stade de développement à l'identification spécifique (**Unité Ecologique Fonctionnelle (UEF)** qui combine la catégorie écologique et le stade de développement, **Unité Taxonomique Fonctionnelle (UTF)** qui combine l'espèce et le stade de développement). Cette intégration permet d'utiliser la structure fonctionnelle comme indicateur des conditions mésologiques locales, naturelles ou liées aux activités humaines.

Au-delà de la distinction entre adultes et juvéniles, nos résultats laissent penser que des juvéniles d'une même espèce mais à des stades de développement différents, pourraient avoir des sensibilités différentes face aux contraintes environnementales. Ces différences de sensibilités sont sans doute associées à des traits physiologiques et des comportements différents.

Un autre intérêt de distinguer différentes classes d'âge parmi les juvéniles est d'approcher au plus près le rôle joué par les lombriciens dans le fonctionnement du sol. En effet, les différents stades de développement des juvéniles, induisent des modifications morphologiques (taille, diamètre) et selon notre étude, des modifications comportementales qui auront des conséquences sur la macroporosité du sol (architecture des réseaux de galeries par exemple).

Comment traduire l'interaction entre les lombriciens et la macroporosité observée *in situ* sur un profil de sol ?

Notre étude a permis de mettre en évidence l'influence primordiale des pratiques culturales sur la macroporosité. Nos travaux ont démontré que le nombre de pores observés dans un profil n'était pas directement lié à la densité des acteurs biologiques (nombre de vers), mais reflétait plus la combinaison entre l'abondance et le comportement de ces derniers. Ainsi, malgré une faible densité de lombriciens en monoculture maïs, la porosité observée y est aussi importante que sous la prairie : la faible richesse organique du milieu obligerait les lombriciens à une forte activité de recherche de nourriture. En revanche les densités de pores dans les horizons les plus compactés se sont révélés être de bons descripteurs de la densité lombricienne, la difficulté de fouissage limiterait la multiplication des galeries pour un même individu.

Notre étude a aussi montré l'importance de la composition spécifique sur la macroporosité. Par exemple, deux taxons anéciques au sens large (*L. terrestris* et *N. giardi*) peuvent générer des

densités porales très différentes. Ce résultat acquis au terrain confirme les variabilités comportementales entre espèces soulignées par les études en microcosmes, et conforte ainsi la nécessité de sub-diviser la catégorie des anéciques : anéciques stricts, épi-anéciques, endo-anéciques.

Ces fortes variabilités comportementales qu'elles soient liées aux contraintes environnementales ou aux traits des espèces, limitent l'utilisation de la macroporosité comme outil d'appréciation de l'état microbiologique des sols. Cette précaution vis à vis de la densité porale s'appuie par ailleurs sur le fait au-delà de la densité de galeries par unité de surface, il convient de pouvoir apprécier leur fonctionnalité, notamment en termes de flux d'air et d'eau (l'intérêt d'un nombre important de galeries est limité si ces dernières ne sont pas fonctionnelles). A ce propos, si notre étude a mis en avant le rôle majeur de l'entretien des galeries (et donc la nécessité de la présence des lombriciens dans le milieu) pour leur fonctionnement, la pérennité de ces structures est encore peu documentée. Cette question se pose particulièrement dans les systèmes cultivés où l'importante activité fousseuse des lombriciens en quête de nourriture (créant une forte densité de macropores), pourrait cependant générer des galeries peu résistantes compte tenu des faibles taux de matières organiques. Des travaux complémentaires réalisés sur un panel de situations agro-pédo-climatiques devraient donc permettre de renseigner sur la variabilité comportementale inter et intra spécifique des lombriciens, ainsi que sur la pérennité des biostructures et de ce fait leur fonctionnalité.

En quoi la morphologie tridimensionnelle des réseaux de galeries "naturels" nous renseigne-t-elle sur les communautés lombriciennes et leurs activités ?

Grâce à la tomographie aux rayons X, l'observation en 3 dimensions du réseau de galerie a pu être réalisée, confirmant tout l'intérêt d'un tel outil dans l'observation et la quantification de la porosité du sol. Cependant si la caractérisation de l'ensemble du réseau est apparue facilement réalisable, la description de galeries individuelles s'est révélée plus difficile, en lien avec une très forte densité porale.

D'une manière générale sur l'ensemble des sites, la morphologie des réseaux de galerie apparaît très variable et bien qu'elle soit influencée par les systèmes culturels, une variabilité intra-système reste importante. Cependant, cela révèle quelques traits généraux des architectures de galeries selon le contexte culturel. Ainsi, le sol sous monoculture maïs est caractérisé par une très forte porosité, mais non interconnectée, contrairement aux réseaux observés sous la prairie. De même, il a été possible de distinguer l'influence du rang de maïs et de l'inter-rang : les galeries tubulaires de grand diamètre sont principalement observées sous le rang de maïs.

Un autre point important apporté par cette étude est la mise en évidence de variabilité morphologique des réseaux de galeries liée à des différences inter-spécifiques mal identifiées en conditions naturelles. De plus, notre étude souligne la possibilité de variations architecturales liée à des différences intra-spécifique. Ainsi, le stade de développement de l'animal semble influencer fortement la variabilité de l'orientation et, dans une moindre mesure, le taux de branchement de la galerie. Ces variations structurales des réseaux de galeries renforcent la nécessité de préciser au sein des stades de développement, l'âge relatif des individus, déjà soulignée au début de cette conclusion.

Cependant, l'image de la macroporosité obtenue en 2 dimensions ou en 3 dimensions reflète toujours l'histoire macrobiologique du sol : des individus ont pu disparaître, des galeries se connecter tardivement.... Une connaissance de la cinétique de construction du réseau de galerie à un niveau plurispécifique devrait permettre une meilleure compréhension des relations entre les macropores observés en conditions naturelles et les lombriciens

Comment se traduit l'interaction entre les lombriciens et la porosité du sol sur le fonctionnement hydrique ?

Cette question de recherche a été abordée en mettant en relation les peuplements lombriciens extraits au terrain avec des valeurs de conductivités hydrauliques obtenues au laboratoire sur des blocs de sol préalablement observés en tomographie.

Ce travail a mis en évidence l'absence de relation entre la conductivité hydraulique et le peuplement lombricien, que celui-ci soit étudié d'une manière globale ou en précisant les **Unités Ecologiques Fonctionnelles (UEF)** qui les composent. La connaissance de la composition spécifique nous a par contre permis d'émettre des hypothèses sur des relations pouvant exister entre certaines **Unités Taxonomiques Fonctionnelles (UTF)** et le fonctionnement hydrique du sol.

Cette étude a aussi mis en évidence que la densité de pores ou la longueur du réseau poral observés sur un profil de sol ne pouvaient pas être mises en relation avec le fonctionnement hydrodynamique de ce dernier ; ainsi, ces variables ne peuvent pas être utilisées comme indicatrices des mouvements d'eau dans les sols.

Toutefois, l'étude en 3D de cette porosité biologique nous a permis d'identifier des paramètres morphologiques des galeries lombriciennes qui influencent de manière prépondérante la perméabilité des sols : la connectivité des galeries (notamment celles ouvertes à la surface du sol), leur continuité et l'interconnectivité du réseau. A l'inverse, la tortuosité des galeries et leur taux de branchement ne sont pas apparus comme des paramètres pertinents. Parmi l'ensemble des paramètres qui sont usuellement utilisés dans la caractérisation du réseau poral, nous avons négligé l'importance de l'état de surface et notamment l'influence de ce dernier sur la taille d'ouverture des pores. Ce paramètre qui nous est apparu primordial dans la relation entre bioporosité et conductivité hydraulique reste cependant difficile à documenter par la tomographie et peut de plus être facilement dégradé lors du transport des blocs. Il nécessite donc à notre avis un relevé spécifique sur le terrain.

Quelle que soit l'importance des différents paramètres morphologiques des réseaux de galeries, leur prise en considération individuelle ne peut rendre compte du fonctionnement hydrique dans les sols. Il convient au contraire de générer des indicateurs réalisant la synthèse de ces paramètres descriptifs, démarche qui peut être réalisée lors de modélisation.

Les démarches de modélisation seront sans doute délicates compte tenu de la forte variabilité spatiale mise en évidence par notre étude (variabilité interne aux différents contextes culturels). Il semble donc nécessaire de développer une échelle intermédiaire correspondant aux mésocosmes de terrain ou en situations contrôlées. Malgré la variabilité liée au contexte de terrain, ce n'est que par une connaissance précise des processus associant la macroporosité et les activités biologiques obtenue à l'échelle voisine du profil, qu'un transfert à des échelles supérieures sera possible.

Bibliographie

Références bibliographiques

- ABLAIN F., 2003.** Rôle des activités lombriciennes sur la redistribution des éléments métalliques traces issus de boues de station d'épuration dans les sols cultivés. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, 120p.
- ABOTT I., 1980.** Do earthworms compete for food ? *Soil Biol. Biochem.*, 12 : 523-530. *AGRESTE Bretagne*, mai 2001. Premiers résultats. 4p
- ALLAIRE-LEUNG S.E., GUPTA S.C., MONCRIEF J.F., 2000a.** Water and solute movement in soils as influenced by macropore characteristics: macropore continuity. *J. Cont. Hydrol.*, 41: 283-301.
- ALLAIRE-LEUNG S.E., GUPTA S.C., MONCRIEF J.F., 2000b.** Water and solute movement in soils as influenced by macropore characteristics: macropore tortuosity. *J. Cont. Hydrol.*, 41: 303-315.
- ALLETO L., 2002.** Conséquences d'un arrêt du labour sur la fertilité physique, chimique et biologique d'un sol limoneux de Bretagne. Mémoire de fin d'étude ENSAT.
- ANDERSON J.L., BOUMA J., 1973.** Relationships between saturated hydraulic conductivity and morphometric data of an argillic horizon. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 37: 408-413.
- ANDERSON S.H., PEYTON R.L., GANTZER C.J., 1990.** Evaluation of constructed and natural soil macropores using X-ray computed tomography. *Geoderma*, 46: 13-29.
- BACHELIER G., 1978.** La faune des sols, son écologie et son action. IDT n°38 ORSTOM, Paris, 391p.
- BAIZE D., GIRARD M.C., 1995.** Référentiel pédologique français. Paris, INRA edition.
- BARLEY K.P., 1959** The influence of earthworms on soil fertility. II. Earthworm population found in agricultural land near Adelaide. *Aust. J. Agri. res.*, 10: 364-370.
- BARLEY K.P., 1961.** The abundance of earthworms in agricultural land and their possible significance in agriculture. *Advances in Agronomy*, 13: 249-268.
- BARROS E., PASHANASI B., CONSTANTINO R., LAVELLE P., 2002.** Effects of land-use system on the soil macrofauna in western Brazilian Amazonia. *Biol Fertil Soils*, 35: 338-347.
- BASTARDIE F., CANNAVACCIUOLO M., CAPOWIEZ Y., de DREUZY J.R, BELLIDO A., CLUZEAU D., 2002.** A new simulation for modelling the topology of earthworm burrow systems and their effects on macropore flow in experimental soils. *Biol. Fertil. Soils*, 36: 161-169.
- BASTARDIE F., CAPOWIEZ Y., DE DREUZY J.-R., CLUZEAU D., 2003.** Patterns of earthworm burrow systems and related water permeabilities : a preliminary study in artificial soil cores with *Lumbricus terrestris*, *Nicodrilus giardi* and *Octolasion lacteum*. *Applied Soil Ecology*, (accepté pour publication).
- BEHAN-PELLETIER V.M., PAOLETTI M.G., BISSETT B., STINNER B.R., 1993.** Oribatid mites of forest habitats in northern Venezuela. *Tropical Zoology*, 1: 39-54.
- BENGTSON S.A., NILSSON A., NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1975.** Habitat selection of lumbricids in Iceland. *Oikos*, 26: 253-263.
- BENNOUR S.A., NAIR G.A., 1997.** Density, biomass and vertical distribution of *Apporectodea caliginosa* (Savigny, 1826) (Oligochaeta, Lumbricidae) In: Benghazi, Libya. *Biol Fertil Soils*, 24: 102-105.
- BEVEN K., GERMANN P., 1982.** Macropores and water flow in soils. *Water resource research*, 18 (5): 1311-1325.
- BHATTI H.K., 1962.** Experimental study of burrowing activities of earthworms. *Agri. Pakistan*, 13: 779-794.
- BINET F., 1993.** Dynamique des peuplements lombriciens et fonctions des lombriciens en sols cultivés tempérés. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, 299p.

- BLANCHART, 1990.** Rôle des vers de terre dans la formation et la conservation de la structure des sols de la savane de lamto (Côte d'Ivoire). Thèse d'Etat, Université Rennes I, 263p.
- BLANCHART E., LAVELLE P., BRAUDEAU E., BISSONNAIS Y.L., VALENTIN C., 1997.** Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biol. Biochem.*, 29: 431-439.
- BLONDEL J., 1995.** Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson, Paris, France, 297p.
- BONNEAU M., SOUCHIER B., 1979.** Pédologie 2 : Constituants et Propriétés du Sol. Masson (Eds), Paris, 459p.
- BORNEBUSCH C.H., 1930.** The fauna of forest. *Forstl. forsoksv. Danm.*, 2: 1-225.
- BOSTRÖM U., 1986.** The effect of soil compaction on earthworms (Lumbricidae) in a heavy clay soil. *Swedish J. agric. Res.*, 16: 137-141.
- BOSTRÖM U., 1987.** Growth of earthworms (*allolobophora caliginosa*) in soil mixed with either barley, lucerne or meadow fescue at various stages of decomposition. *Pedobiologia*, 30: 77-80.
- BOSTRÖM U., 1988.** Ecology of earthworm in arable land. Population dynamic and activity in four cropping systems. PhD report 34, Swedish university of Agricultural Sciences, Uppsala, 160p.
- BOUCHE M.B., 1969a.** L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. In Lamotte M., Bourlière F. (Eds). Problème d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson et Cie, Paris, p 273-287.
- BOUCHE M.B., 1969b.** Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lumbricides. *Pedobiologia*, 9 (1-2): 26-34.
- BOUCHE M.B., 1971.** Relation entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrés par le rôle pédobiologique des vers de terre. In Pesson P. (Ed). La vie des sols. Gauthier-Villars, Paris, p 187-209.
- BOUCHE M.B., 1972a.** Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. I.N.R.A. (Ann. Zool.-écol. anim. numéro hors série 72/2), Paris, 671p.
- BOUCHE M.B., 1972b.** Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 4 (4): 529-536.
- BOUCHE M.B., 1975.** Fonction des lombriciens. III. Premières estimations quantitatives des stations françaises du P.B.I. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12: 25-44.
- BOUCHE M.B., 1977.** Stratégies lombriciennes. *Bull. Ecol.*, Paris, 25: 122-132.
- BOUCHE M.B., 1982.** Ecophysiologie des lombriciens : acquis récents et perspectives. In: Proceedings of the VIII int. Colloquium of Soil Zoology. Le Brun et al (Editors). Ottignies - Louvain la Neuve, 321-333.
- BOUCHE M.B., 1982.** Un exemple d'activité animale : le rôle des lombriciens. *Oecol. Gener.*, 3: 127-154.
- BOUCHE M.B., 1984.** Les vers de terre. *La recherche*, 156:769-804.
- BOUCHE M.B., BEUGNOT M., 1971.** Contribution à une nouvelle approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II. L'extraction des macro-éléments du sol par lavage-tamassage. *Ann. Zool.-écol. Anim.*
- BOUCHE M.B., GARDNER R.H., 1984.** Earthworm functions VIII, - Population estimation techniques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 21(1): 37-63.
- BOUCHE M.B., GARDNER R.H., 1986.** Contre une dégradation physiques et chimiques des sols et pour leur optimisation économique, l'échantillonnage lombricien : une urgente nécessité. *La défense des végétaux*, 242: 30-36.
- BOUCHE M.B., AL-ADDAN F., 1997.** Earthworms, water infiltration and soil stability: some new assessments. *Soil. Biol. Biochem.*, 29 (3/4): 441-452.
- BOUMA J., 1984.** Estimating moisture-related land and qualities for land evaluation. Reprint from : Land use planning techniques and policies. *Proceedings of a symposium in Atlanta, Georgia, 1981.* Madison, 1984 : 61-76.
- BOUMA J., 1990.** Using morphometric expressions for macropores to improve soil physical analyses of field soils. *Geoderma*, 46: 3-11.

- BOUMA J., BELMANS C.F.M., DEKKER L.W., 1982.** Water infiltration and redistribution in a silt Loam subsoil with vertical worms channels. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 46: 917-921.
- BRETSCHER K., 1986.** The Oligochaeta of Zurich. *Rev. Suisse Zool.*, 3: 499-532.
- BROSSARD L., 2000.** Contribution de la tomographie à la caractérisation fonctionnelle de la porosité d'origine biologique: Application à un système de diversité fonctionnelle végétale croissante. Mémoire DEA Sciences du Sol, UMR-CNRS Ecobio, Université Rennes I – INRA/ENSA Rennes.
- BUI E.N., MERMUT A.R., SANTOS M.C.D., 1989.** Microscopic and ultramicroscopic porosity of an oxisol as determined by image analysis and water retention. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 53:661-665.
- BUREL F., BAUDRY J., 1999.** Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications. Editions Tec & Doc, 357p.
- BUTT K.R., 1998.** Interactions between selected earthworm species: a preliminary, laboratory-based study. *Appl. Soil Ecol.*, 9: 75-79.
- BUTT K.R., SHIPITALO M.J., BOHLEN P.J., EDWARDS W.M., PARMELEE R.W., 1999.** Long-term trends in earthworm populations of cropped experimental watersheds in Ohio, USA. *Pedobiologia*, 43: 713-719.
- BUTT K.R., KOSTECKA J., LOWE C.N., 2000.** Earthworm collection: which techniques are more efficient and/or appropriate. Colloque Zoologie du Sol. République Tchèque. Juillet. Communication affichée.
- CANNAVACCIUOLO M., 1998.** Biodiversité et structure spatiale de la faune lombricienne dans une prairie temporaire de l'Ouest de la France. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, 152p.
- CANNAVACCIUOLO M., BELLIDO A., GASCUEL C., TREHEN P., 1998.** A geostatistical approach to the study of earthworm distribution in grassland. *Appl. Soil Ecol.*, 9: 345-349.
- CAPOWIEZ Y., 1999.** Structure tridimensionnelle des réseaux de galeries et trajectoires des lombriciens. Thèse de Doctorat, ENSAM, 261p.
- CAPOWIEZ Y., 2000.** Difference in burrowing behaviour and spatial interaction between the two earthworm species *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica*. *Biol. Fertil. Soils*, 30: 341-346.
- CAPOWIEZ Y., PIERRET A., DANIEL O., MONESTIEZ P., KRETZSCHMAR A., 1998.** 3D skeleton reconstruction of natural earthworm burrow systems using CAT scan images of soil cores. *Biol. Fertil. Soils*, 27: 51-59.
- CAPOWIEZ Y., PIERRET A., MONESTIEZ P., BELZUNCES L., 2000.** Evolution of burrow systems after the accidental introduction of a new earthworm species into a Swiss pre-alpine meadow. *Biol. Fertil. Soils*, 31: 394-500.
- CAPOWIEZ Y., MONESTIEZ P., BELZUNCES L., 2001.** Burrows systems made by *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica* in artificial cores: morphological differences and effects of interspecific interactions. *Applied Soil Ecology*, 16: 109-120.
- CARBONEL-GRIMBAUM M., CHAUSSOD R., CLUZEAU D., DESCOTES A., MONCOMBLE D., VALENTIN G., 1991.** Effets de quelques herbicides sur l'activité biologique d'un sol viticole champenois. IIIe Symposium International sur la non culture de la vigne et les autres techniques d'entretien des sols viticoles. Montpellier, France. 18-20 novembre.
- CARMAN P.C., 1937.** Fluid flow through a granular bed. *Trans Inst. Chem. Eng.*, 15: 150-156.
- CHAUSSOD R., 1996.** La qualité biologique des sols : évaluations et implications. *Etude et gestion des sols*, 3, 4 : 261-278.
- CHAUVEL A., GRIMALDI M., BARROS E., BLANCART E., DESJARDINS T., SARRAZIN M., LAVELLE P., 1999.** An amazonian earthworm compacts more than a bulldozer. *Nature*, 398: 32-33.
- CHEVERRY C., 1998.** Agriculture intensive et qualité des eaux. INRA Editions, 295p.
- CLOTHIER B.E., WHITE I., 1981.** Measurement of sorptivity and soil water diffusivity in the field. *American Journal of Soil Science Society*, 45: 241-245.

- CLUZEAU D., LEBOUVIER M., TRÉHEN P., BOUCHÉ M.B., BADOUR C., PERRAUD A., 1987.** Relations between earthworm and agricultural practices in the vineyard of Champagne. Preliminary results. In "On Earthworms" Omodeo (Ed.). Selected Symposia and Monographs UZI Modena (Italie), p 465-484.
- CLUZEAU D., FAYOLLE L., 1988.** Impact des traitements pesticides sur les peuplements lombriciens en viticulture champenoise. *CR. Acad. Agric. France*, 74: 105-112.
- CLUZEAU D., GUO Z.T., CHAUSSOD R., ESMENJAUD D., FEDOROFF N., NORMAND M., VALENTIN G., 1990.** Etats structuraux et biologiques des sols du vignoble de Champagne. Rapport scientifique, Conseil Régional Champagne-Ardenne - SUAD Marne - Université de Rennes I, 2 vol., 124p. & 110p.
- CLUZEAU D., BINET F., VERTES F., SIMON J.C., RIVIERE J.M., TREHEN P., 1992.** Effects of intensive cattle trampling on the soil-plant-earthworm system in two grassland types. *Soil Biol. Biochem.*, 12: 1661-1665.
- CLUZEAU D., GUO Z.T., CHAUSSOD D., FEDOROFF N., NORMAND M., PERRAUD A., 1994.** Interaction between soil, biological activities and organic matter enrichments in Champagne soils. In: Etchevers J.D. and Aguilar A. (Eds). Transactions of the XV World Congress of Soil Sc. INEG and CNA publishing, Mexico, Mex. Vol 4b, pp. 149-150.
- CLUZEAU D., CANNAVACCIULO M., PÉRES G., 1999.** Indicateurs macrobiologiques des sols : les lombriciens – Méthode d'échantillonnage dans les agrosystèmes en zone tempérée. In 12ème Colloque Viticole et Œnologique Ed. ITV Paris, p 25-35.
- COGNETTI L., 1904.** Lombricidi dei Pirenei. *Boll. nus. zool. Anat. Comp. Torino*, 19, 476: 1-14.
- COLEMAN D.C., ODUM E.P., 1992.** Soil biology, soil ecology, and global change. *Biol. Fertil. Soils*, 14: 104-111.
- CONSTANTINIDES G.N., PAYATAKES A.C., 1989.** A three-dimensional network model for consolidated porous media. Basic studies. *Chem. Eng. Commun.*, 81: 55-81.
- COTTON D.C.F., CURRY J.P., 1980.** The effects of cattle and pig slurry fertilizers on earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in grassland managed for silage production. *Pedobiologia*, 20: 181-188.
- CROS-CAYOT S., 1996.** Distribution spatiale des transferts de surface à l'échelle du versant. Contexte armoricain. Thèse de Doctoral, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 237p.
- CROSSLEY D.A., BARBARA J.R., MUELLER R., PERDUE J.C., 1992.** Biodiversity of microarthropods in agricultural soils: relation to processes. *Agric. Eco. and Env.*, 40: 37-46.
- CUENDET G., 1983.** Predation on earthworms by the Black-headed gull (*Larus ridibundus* L.). In : Satchell J.E. (Ed.). Earthworm Ecology : from Darwin to vermiculture. Chapman & Hall, London, p 415-424
- CURRY J.P., 1971.** Seasonal and vertical distribution of the arthropod fauna of an grassland soil. *Scient. Proc. R. Dublin Soc, ser B*, 3: 49-71.
- CURRY J.P., 1976.** Some effects of animal manures on earthworms in grassland. *Pedobiologia*, 16: 425-438.
- CURRY J.P., BYRNE D., BOYLE K.E., 1995.** The earthworm population of a winter cereal field and its effects on soil and nitrogen turnover. *Biol. Fertil. Soils*, 19: 166-172.
- CURRY J.P., BYRNE D., SCHMITT O. 2002.** Intensive cultivation can drastically reduce earthworm populations in arable land. *Eur. J. Soil Biol.*, 38: 127-130.
- DAJOZ R., 1996.** Précis d'écologie. Dunod Editions, 551p.
- DANIEL O., KRETZSCHMAR A., CAPOWIEZ Y., KOHLI L., ZEYER J., 1997.** Computer-assisted tomography of macroporosity and its application to study the activity of the earthworm *Aporrectodea nocturna*. *Eur. J. Soil Sci.*, 48: 727-737.
- DANIELSON R.E., SUTHERLAND P.L., 1986.** Porosity. In A. Klute (Editor), Methods of Soil Analysis. Part 1. American society of agronomy, Madison, WI, 2nd edn., p 443-461.
- DARWIN C., 1881.** The formation of vegetable mould through the actions of worms with observations on their habits. Murray, London.

- DE COCKBORNE A.M., 1980.** Transferts des nitrates en milieu poreux saturé en présence d'une porosité structurale. Thèse Docteur Ingénieur. Université Scient. Médicale et Inst. Nat. Polytech. De Grenoble. Grenoble, 93 p.
- DELERUE J.F., 2001.** Segmentation 3, application à l'extraction de réseaux de pores et à la caractérisation hydrodynamique des sols. Thèse de doctorat, Université Paris XI Orsay. 194p.
- DELERUE J.F., PERRIER E., YU Z.U., VELDE B., 1999.** New algorithms in 3D Image Analysis and their Application to the Measurement of a spatialized pore size distribution in soils. *Journal of Physics and chemistry of the Earth*, 24(7): 639-644.
- DELERUE J.F., PERRIER E., 2002.** DXSoil, a library for image analysis in soil science. *Computer and Geosciences*, 28(9): 1041-1050.
- DECAENS T., 1999.** Rôle fonctionnel et réponses aux pratiques agricoles des vers de terre et autres ingénieurs écologiques dans les savanes colombiennes. Thèse de Doctorat, Université Paris VI, 407p.
- DECAENS T., LAVELLE P., JIMENEZ JAEN J.J., ESCOBAR G., RIPPSTEIN G., 1994.** Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur. J. Soil Biol.*, 30 (4): 157-168.
- DECAENS T., ROSSI J.P., 2001.** Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture. *Ecography*, 24 : 671-682.
- DECAENS T., JIMENEZ J.J., 2002.** Earthworm communities under an agricultural intensification gradient in Colombia. *Plant and Soil*, 240: 133-143
- DEROUARD L., TONDOH J., VILCOSQUI L., LAVELLE P., 1997.** Effects of earthworms introduction on soil processes and plant growth. *Soil Biol. Biochem.*, 29: 541-545.
- DIDDEN W.A.M., MERINISSEN J.C.Y., VREEKEN-BUIJS M.J., BURGERS S.L.G.E., De FLUITER R., 1994.** Soil meso and macrofauna in two agricultural systems: factors affecting population dynamics and evaluation of their role in carbon and nitrogen dynamics. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 51: 171-186.
- DIMO N.A., 1938.** Zemlianye tchervi v potchvakh Sredenei Azii (Les vers de terre dans l'Asie centrale). *Pochvovedenie (Pedology)*, 270 (4): 494-526.
- DOEKSEN J., 1950.** An electrical method of sampling soil for earthworms. *Trans. 4th Int. Congr. Soil Sci.*, 129-131.
- DOEKSEN J., 1967.** Note on the activity of earthworms. V. Some causes of mass migration. *Meded. Inst. biol. Scheik. Ouderz. LandbGewass*, 353: 199-221.
- DOUBE, B.M., BUCKERFIELD, J.C. & KIRKEGAARD, J.A., 1994.** Short-term effects of tillage and stubble management on earthworm populations in cropping systems in southern New South Wales. *Aust. J. Agric. Res.*, 45: 1587-1600.
- DOUGLAS J.T., 1986.** Macroporosity and permeability of some soil cores from England and France, *Geoderma*, 37 (3): 221-23
- DUCHAUFFOUR P., SOUCHIER B., 1979.** Pédologie – 2. Constituants et propriétés du sol. Masson, Paris, 459p.
- DUDDINGTON C.L., 1961.** The soil as an environment for animal life (R.R. Symposium Norwich, 1^{er} sept. 1961). *Nature (Lond.)*, 192, 4800, 315-317.
- EATON T.H.Jr., CHANDLER R.F., 1942.** The fauna of forest-humus layers in New York. *Mem. 247. Cornell Agr. Exp. Stn.*, 26p.
- EDWARDS C.A., 1983.** Earthworm ecology in cultivated soils. *In*: Stachell J.E. (Ed.), *Earthworm ecology from Darwin to Vermiculture*. Chapman and Hall, London, p 123-137.
- EDWARDS C.A., WHITTING A.E., HEATH G.W., 1970.** A mecanised washing method for separation of invertebrates from soil. *Pedobiologia*, 10: 141-148.
- EDWARDS C.A., LOFTY J.R., 1972.** Biology of earthworms. Chapman and Hall, LTD London, 283p.
- EDWARDS C.A., LOFTY J.R., 1975.** The invertebrate fauna of the Park Grass plots. *Rep. Rothamsred exp. Stn. For 1974*, Pt. 2, 133-154.

- EDWARDS C.A., LOFTY J.R., 1977.** Biology of earthworms. Second edition. Chapman and Hall, London, 300p.
- EDWARDS C.A., LOFTY J.R., 1978** – The influence of arthropods and earthworms upon root growth of direct drilled cereals. *Journal of Applied Ecology*, 19: 723-724.
- EDWARDS C.A., BOHLEN P.J., 1996.** Biology and Ecology of earthworm (3rd edition). Chapman and Hall, London.
- EDWARDS W.M., VAN DER PLOEG R.R., EHLERS W., 1979.** A numerical study of the effect of noncapillary sized pores upon infiltration. *Soil Science Society of America Journal*, 43: 851-856.
- EDWARDS W.M., NORTON L.D., REMOND C.E., 1988.** Characterizing macropores that affect infiltration into nontilled soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 52: 483-487.
- EDWARDS W.M., SHIPITALO M.J., OWENS L.B., NORTON L.D., 1989.** Water and nitrate movement in earthworm burrows within long-term no-till cornfields. *J. Soil and Water Conserv.*, 44: 240-243.
- EDWARDS W.M., SHIPITALO M.J., OWENS L.B., NORTON L.D., 1990.** Effect of *Lumbricus terrestris* L. burrows on hydrology of continuous no-till corn fields. *Geoderma*, 46: 73-84.
- EGLER F., 1977.** The Nature of Vegetation: It's Management and Mismanagement. Aton Forest, Norfolk, CT.
- EHLERS W.M., 1975.** Observation of earthworm channels and infiltration on tilled and untilled loess soil. *Soil Sci.*, 119 (3): 242-249.
- EHRMANN O., BABEL U., 1991.** Quantitative regenwurmerfassung – ein Methodenvergleich. Mitteilung Dt. Bodenkundl. *Gesellsch.*, 66 (1): 475-478.
- ELA S., GUPTA S., RAWLS W., 1992.** Macropore and surface seal interactions affecting water infiltration into soil. *Soil Science Society of America Journal*, 56: 714-721.
- EL-DUWEINI A.K., GHABBOUR S.I., 1965.** Temperature relations of three egyptian oligochaete species. *Oikos*, 16: 9-15.
- ELKINS N., SABOL G., WARD T., WHITFORD W., 1986.** The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of Chihuahuan desert ecosystem. *Oecologia*, 68: 521-528.
- EMMERLING C., 1995.** Methodenvergleich zur eignung von Senf als Extraktionsmittel für Regenwürmer. Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. *Gesellsch.*, 75: 133-136.
- EVANS A.C., GUILD W.J.M.C., 1947.** Studies on the relationships between earthworm and soil fertility. I - Biological studies in the field. *Ann. Appl. Biol.*, 34 (3): 307-330.
- EVANS A.C., GUILD W.J.M.C., 1948.** Studies on the relationships between earthworm and soil fertility. V – Field populations. *Ann. Appl. Biol.*, 35 (4): 485-493.
- FAUVEL Y., MORVAN T., 1998.** Managment of pig slurry for nitrogen fertilisation of corn. Proceedings - Ramiran 98 – Rennes 26-29 mai 1998, 1-8.
- FAYOLLE L., GAUTRONNEAU Y., 1998.** Study of earthworm populations and activity in arable soil, using the cultivated soil profile. 16 World Congress of Soil Science. Montpellier (France). 20-26th August.
- FAYOLLE L., GAUTRONNEAU Y., 1998.** Détermination des peuplements et de l'activité lombricienne en grandes cultures, à l'aide du profil cultural. *Echo MO* 14 : 3-4
- FERRAND C., 2001.** Variabilité intraparcellaire de paramètres physiques et biologiques, indicateurs potentiels de la qualité des sols, Cas des sols limoneux acides du Massif Armoricaïn. Mémoire DEA Sciences du Sol, INA PG – UMR CNRS Ecobio, Université Rennes I – INRA/ENSA Rennes.
- FERRIERE G., 1980.** Fonctions des lombriciens VII. Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. *Pedobiologia*, 20: 263-273.
- Fiche Techniques de l'Organisation mondiale de la santé. 1996.** Atrazine. Numéro 82.
- FLEGEL M., SCHRADER S., ZHANG H.Q., 1998.** Influence of food quality on the physical and chemical properties of detritivorous earthworm casts. *Appl. Soil. Ecol.*, 9: 263-269.

- FOX C.J.S., 1964.** The effect of five herbicides on the numbers of certain invertebrate animals in grassland soils. *Can. J. Pl. Sci.*, 44: 405-9.
- FRAGOSO C., BROWN G.G, PATRON J.C., BLANCHART E., LAVELLE P., PASHANASI B., SENAPATI S., KUMAR T., 1997.** Agricultural intensification, soil biodiversity and agrosystem function in the tropics: the role of earthworm. *Applied Soil Ecology*, 6: 17-35.
- FRANCIS G.S, TABLEY F.J, BUTLER R.C, FRASER P.M., 2001.** The burrowing activity of three common earthworm species. *Australia J. of Soil Research*, 39: 1463-1465.
- FRANCIS G.S., FRASER P.M., 1998.** The effect of three earthworm species on soil macroporosity and hydraulic conductivity. *Applied Soil Ecology*, 10: 11-19.
- FRENOT Y., 1986.** Organisation des communautés de vers de terre de l'Île de la Possession, archipel Crozet. Colloque sur les écosystèmes terrestres subantarctiques. Paimpont, C.N.F.R.A. n°58, p215-230.
- GARNER M.G, 1953.** The preparation of latex casts of soil cavities for the study of tunneling activities of animals. *Science*, 118: 380-381.
- GAUTRONNEAU Y., MANICHON H., 1988.** Guide méthodique du profil cultural. GEARA et CEREF Ed.
- GERARD B.M., 1967.** Factors affecting earthworms in pastures. *J. Anim Ecol.*, 36: 235-252.
- GERAR M.B., HAYES K.M., 1979.** The effect on earthworm of ploughing, tined cultivation, direct drilling and nitrogen in a barley monoculture system. *J. Agr. Sci., Camb.*, 93: 147-155.
- GERMON J.C., 1998.** Les épuratrices du sol et leurs limites. In: Stengel P., Gelin S., Sol : interface fragile. INRA Edition, 187-201.
- GHILAROV M.S., 1977.** Who so many species and so many individuals can coexist in the soil. In : Lohm U., Persson T. (Eds). *Soil Organisms as components of ecosystems*. Stockholm: 593-598.
- GILLER K.E., BEAR M.H., LAVELLE P., IZAC A.-M.N., SWIFT M.J., 1997.** Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Applied Ecology*, 6: 3-16.
- GILOT-VILLENAVE C., 1994.** Effets de l'introduction du ver géophage tropical *Millsonia anomala* Omodéo en systèmes cultivés sur les caractéristiques des sols et la production végétale en moyenne Côte d'Ivoire. Thèse de doctorat, Institut National Agronomique de Paris-Grignon. 175p.
- GISI U., SCHENKER R., SCHULIN R., STADELMANN F.X., STICHER H., 1990.** *Bodenökologie*. Thieme, Stuttgart.
- GRAFF O., 1967.** Über die Verlagerung von Nährelementen in den Unterboden durch Regenwurmtätigkeit (Sur la migration d'éléments nutritifs dans les sous-sols par les vers de terre). *Landwirtschaftl. Forsch.*, 20(2-3): 117-127.
- GRANVAL P., 1988.** Approche écologique de la gestion de l'espace rural : des besoins de la Bécasse (*Scolopax rusticola* L.) à la qualité des milieux. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, 199p.
- GREEN R.D., ASKEW G.P., 1965.** Observation of the bid togical develoment of macropores in soils of Rommey Marsh. *J. Soil. Sci.*, 16: 342-349.
- GRIFFITHS E., 1965.** Microorganismes and soil structure. *Biological Reviews*, 40: 129-142.
- GUÉRIF J., 1986.** Modification de la répartition et de l'évolution des matières organiques par la simplification du travail du sol : conséquences sur quelques propriétés physiques. « Les rotations céréalières intensives – Dix années d'études concertées INRA, ONIC, ITCF 1973-1983 ». Ed. INRA, pp 63-88.
- GUILD W.J.Mc.L., 1948.** The effect of soil type on the structure of earthworm populations. *Ann. Appl. Biol.*, 35(2): 181-192.
- GUILD W.J.Mc.L., 1951.** Earthworms in agriculture. *Scot. Agri.*, 30(4): 220-223.
- GUNN A., 1992.** The use of mustard to estimate earthworm populations. *Pedobiologia*, 36: 65-67.
- HAINSWORTH J.M., AYLMOORE L.A.G., 1983.** The use of computer-assisted tomography to determine spatial distribution of soil watter content. *Aus J Soil Res.*, 21: 435-443.
- HALLAIRE V., COINTEPAS J.P., 1993.** Caractérisation de la macroporosité d'un sol de verger par analyse d'image. *Agronomie*, 13:155-164.

- HALLAIRE V., CURMI P., DUBOISSET A., LAVELLE P., PASHANASI B., 2000.** Soil structure changes induced by the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* and organic inputs in a Peruvian ultisol. *Eur. J. Soil Biol.*, 36: 35-44.
- HAMEED R., CORTEZ J., BOUCHE M.B., 1993.** Influence de la qualité de la litière apportée à *Lumbricus terrestris* L. sur la dynamique de l'azote et la production végétale. *Pedobiologia*, 37: 178-192.
- HAMILTON W.E., DINDAL L.D., PARKINSON C.M., MITCHELL M.J., 1988.** Intercation of earthworm species in sewage sludge-amended microcosms: *Lumbricus terrestris* and *Eisenia fetida*. *J. Appl. Ecol.*, 25: 847-852.
- HANLON R.D.G., 1981.** Some factors influencing microbial growth on soil animal faeces. II. Bactériel and fungal growth on soil animal faeces. *Pedobiologia*, 21: 264-270.
- HANLON R.D.G., ANDERSON J.M., 1979.** The effects of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia*, 38: 93-9.
- HAUKKA J., 1991.** Spatial distribution and formation of earthworms burrows. *Pedobiologia*, 35: 175-178.
- HEDDADJ D., GASCUEL-ODOUX C., CROS-CAYOT S., CURMI P., 1995.** Rôle des caractéristiques physiques des sols sur la distribution spatiale du ruissellement le long du versant. Colloque réseau Erosion.
- HEDDADJ D., GASCUEL-ODOUX C., CHEVERRY C., CURMI P. 1996.** Etude des variations spatiales et temporelles de la conductivité hydraulique à l'échelle du versant. AFES, Rennes.
- HEIJS W.J., (de) LANGE J., SCHOUTE J.F.T, BOUMA J., 1995.** Computed tomography as a tool for non-destructive analysis of flow patterns in macroporous clay soils. *Geoderma*, 64: 183-196.
- HENIN S., GRAS R., ET MONNIER G., 1969.** Le profil cultural (2ème édition)- Masson, Paris.
- HINDELL R.P., MCKENZIE B.M., TISDALL J.M., 1997.** Influence of drying and ageing on the stabilization of earthworms (Lumbricidae) casts. *Biol Fertil. Soils*, 25: 27-35.
- HOFFMEISTER W., 1843.** Beitrag zur Kenntnis deutscher Landannelien. *Arch. F. Naturesgeschichte Jargrg.*, IX, Bd.1.
- HOGERKAMP H., ROGAAR H., EIJSACKERS H.J.P., 1983.** Effect of earthworms on grassland on recently reclaimed polder soils in the Netherlands. In Satchell J.E. (Ed.). *Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture*. Chapman & Hall, London, p 85-105.
- HOPP H., 1947.** The ecology of Earthworms in cropland. *Proc. Soil Sci. Amer.*, 12: 503-507.
- HOUNSFIELD G.N., 1980.** Computed medical imaging. *Science*, 210: 22-28.
- HUANG C., GASCUEL-ODOUX C., CROS-CAYOT S., 2002.** Hillslope topographic and hydrologic effects on overland flow and erosion. *Catena*, 46, 2-3 : 177-188.
- HÜBENER K.H., 1985.** Computertomographie des Körperstammes. Thieme, Stuttgart, New York.
- JACOT A.P., 1936.** Soil structure and soil biology. *Ecology*, 17, 359-379.
- JEANSON C., 1963.** Extracteur de vers de terre par le courant électrique. Brevet CNRS du 12/10/64, n° 1, 378-869, 5p.
- JEANSON C., 1966.** Essai de pédozoologie expérimentale : morphologie d'un sol artificiel structuré par les Lombricidés. Les méthodes de morphologie du sol. Thèse Université Paris.
- JEFFERSON P., 1955.** Studies on the earthworms of turf. A. The earthworms of experimental turf plots. *J. Sports Turf Res. Inst.*, 9(31): 6-27.
- JEGOU D., 1998.** Rôle fonctionnel de quatre espèces lombriciennes dans la structuration du sol et dans les transferts de carbone. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, 153 p.
- JEGOU D., CLUZEAU D., WOLF H.J., GANDON Y., TREHEN P., 1998.** Assessment of the burrow system of *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea giardi* and *Aporrectodea caliginosa* using X-ray computed tomography. *Biol. Fertil. Soils*, 26: 116-121.
- JEGOU D., HALLAIRE V., CLUZEAU D., TREHEN P., 1999.** Characterization of the burrow system of earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* using X-ray computed tomography and image analysis. *Biol. Fertil. Soils*, 39: 314-318.

- JEGOU D., CLUZEAU D., HALLAIRE V., BALESDENT J., TREHEN P., 2000.** Burrowing activity of earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* and consequences on C transfers in soil. *Eur. J. Soil Biol.*, 36: 27-34.
- JEGOU D., CAPOWIEZ Y. CLUZEAU D., 2001.** Interaction between earthworm species in artificial soil cores assessed through the 3D reconstruction of the burrow systems. *Geoderma*, 102: 123-137.
- JOHNSTONE-WALLACE D.B., 1937.** The influence of wild white clover on the seasonal production and chemical composition of pasture herbage and upon soil temperatures, soil moistures and erosion control. *4th Int. Grassl. Congr. Rep.*, p 188-196.
- JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M., 1994.** Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- JORDAN D., STECKER J.A., CACNIO-HUBBARD V.N., LI F., GANTZER C.J., BROWN J.R., 1997.** Earthworm activity in no-tillage and conventional tillage systems in Missouri soils: a preliminary study. *Soil Biol. Biochem.*, 29: 489 -491.
- JOSCHKO M., 1989.** Einfluss von Regenwürmern (Lumbricidae) auf verdichteten Boden-Modellversuche-Dissertation Tech. Uni. Carolo-Wilhelmina, Braunschweig.
- JOSCHKO M., DIESTEL H., LARINK O., 1989.** Assessment of earthworm efficiency in compacted soil with a combination of morphological and soil physical measurements. *Biol. Fertil. Soils*, 8: 191-196.
- JOSCHKO M., GRAFF O., MULLER P.C., KOTZKE K., LINDNER P., 1991.** A non destructive method for the morphological assessment of earthworms burrow system in 3 dimensions by X-ray computed tomography. *Biol. Fertil. Soils*, 11: 88-92.
- JOSCHKO M., MULLER P.C., KOTZKE K., DOHRING W., LARINK O., 1993.** Earthworm burrow system development assessed by means of X-ray computed tomography. *Geoderma*, 56: 209-221.
- JOYNER J.W., HARMON N.P., 1961.** Burrows and oscillative behavior therein of *Lumbricus terrestris*. *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 71: 378-384.
- KLADIVKO E.J., AKHOURI NEELA M., WEESIES G., 1997.** Earthworm population and species distributions under no-till and conventional tillage in Indiana and Illinois. *Soil Biol. Biochem.*, 29(3/4): 613-615.
- KOBEL-LAMPARSKI A., LAMPARSKI F., 1987.** Burrow construction during the development of *Lumbricus badensis* individuals. *Biol. Fertil. Soils*, 3: 125-129.
- KOOISTRA M.J., 1991.** A micromorphological approach to the interaction between soil structure and soil biota. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 34: 315-328.
- KRETZSCHMAR A., 1978.** Quantification écologique des galeries de lombriciens. Techniques et premières estimations. *Pedobiologia*, 18: 31-38
- KRETZSCHMAR A., 1982** - Description des galeries de vers de terre et variation saisonnière des réseaux (observations en conditions naturelles). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 19: 579-591.
- KRETZSCHMAR A., 1987.** Soil partitioning effect of an earthworm burrow system. *Biol. Fertil. Soils*, 3: 121-124.
- KRETZSCHMAR A., 1989.** Galerie de lombriciens en réseaux : structures fonctionnelles et signatures comportementales. Thèse de Doctorat. Université d'Orsay. 228p.
- KRETZSCHMAR A., 1991.** Burrowing activity of the earthworm *Aporrectodea longa* limited by soil compaction and water potential. *Biol. Fertil. Soils*, 11: 48-51.
- KRETZSCHMAR A., ARIES F., 1990.** 3D images of natural and experimental earthworm burrow systems. *Ecol. Biol. Soil*, 27: 407-414.
- KRETZSCHMAR A., 1990.** Experimental burrow system : pathway patterns and building behaviour for the earthworm *Aporrectodea longa*. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 27 (3): 299-306.
- KUBIĚNA W.L., 1938.** Micropedology. Collegiate Press, Ames, IA, 243p.
- LADELL W.R.S., 1936.** A new apparatus for separating insects and other arthropods from soil. *Ann. App. Biol.*, 23: 862-879.

- LAKHANI D.A., SATCHELL J.E., 1970.** Production of *Lumbricus terrestris*. *Journal of Animal Ecology*, 39: 473-492.
- LAMANDE M., 2003.** Effets de l'interaction des pratiques culturales et des communautés lombriciennes sur la structure du sol et son fonctionnement hydrique. Thèse de doctorat. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes. 149p.
- LANGMAACK M., SCHÄDER S., RAPP-BERNHARDT U., KOTZKE K., 1999.** Quantitative analysis of earthworm burrow systems with respect to biological soil-structure regeneration after soil compaction. *Biol. Fertil. Soils*, 28: 219-229.
- LAMPARSKI F., KOBEL-LAPARSKI A., KAFFENBERGER R., 1987.** The burrows of *Lumbricus badensis* and *Lumbricus polyphemus*. In *On earthworms*. A.M Bonvicini Pagliai & P. Omodeo (Eds.). Selected Symposia and Monographs U. Z. I., 2, Munich, Modena, p 131-140.
- LAUREN J.C., WAGENET R.J, BOUMA J., WOESTEN J.H.M., 1988.** Variability of saturated hydraulic conductivity in a glossaquic hapludalf with macropores. *Soil Sci.*, 145 (1): 20-28.
- LAVELLE P., 1978.** Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : peuplements, populations et fonctionnement dans l'écosystème. Thèse d'Etat, Paris VI, Publication du Laboratoire de Zoologie de l'ENS.301p.
- LAVELLE P., 1981.** Stratégie de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol. Gener.*, 2: 117-133.
- LAVELLE P., 1983 a.** The soil fauna of tropical savannas. I. The community structure. In: Bourlière (F.) (Ed.) tropical savannas. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam. The Netherlands, p 477-484.
- LAVELLE P., 1983 b.** The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. In Bourlière (F.) (Ed.) tropical savannas. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam. The Netherlands. P 485-504.
- LAVELLE P., 1983 c.** The structure of earthworm communities. In Satchell J.E. (Ed.). Earthworm Ecology: from Darwin to vermiculture. Chapman & Hall, London, p 449- 466.
- LAVELLE P., 1988.** Earthworm activities and the soil system. *Biol. Fert. Soils*, 6: 237-251.
- LAVELLE P., 1997.** Fauna activities and Soil Processes : adaptive strategies that determine ecosystem function. *Ecological research*, 27: 93-132.
- LAVELLE P., SPAIN A.V., 2001.** Soil ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 654p.
- LAWRENCE A.P., BOWERS M.A., 2002.** A test of the "hot" mustard extraction method of sampling earthworms. *Soil Biol. Biochem.*, 34: 549-552.
- LEBAYON C., 1999.** Influence des activités des lombriciens sur la dynamique (disponibilité, transfert) du phosphore en sols tempérés. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, 154p.
- LEBAYON R.C., MOREAU S., GASCUEL-ODOUX C., BINET F., 2002.** Annual variations in earthworm surface-casting activity and soil transport by water runoff under a temperate maize agroecosystem. *Geoderma*, 106: 121-135.
- LEBISSONNAIS Y., 1998.** Analyses de mécanismes de désagrégation et de mobilisation des particules de terre sous l'action des pluies. Thèse de Doctorat, Université d'Orléans, 192p.
- LEBRETON J.D., CHESSEL D., RICHARDOT-COULET M., YOCOZ N., 1988.** L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. II. Variables de milieu qualitatives. *Acta, Oecol. Gener.*, 9: 137-151.
- LEE K.E., 1959.** The earthworm fauna of New Zealand. New Zealand Department of scientific and Industrial Research Bulletin, p 130-382.
- LEE K.E., 1985.** Earthworms. Their ecology and relationships with soil and land use. academic Press, Sydney, p 411.
- LEE K.E., 1987.** Ecological strategies of earthworms. On earthworms. A.M. Bonvicini & P. Omodeo (eds.). Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 2, Mucchi, Modena, 1987, p 171-181.
- LEE K.E., FOSTER R.C., 1991.** Soil fauna and soil structure. *Austr. J. Soil Res.*, 29:745-775.
- LEONARD J., 2000.** Interaction entre le ruissellement et les macropores créés par les termites dans le cas d'un sol encroûté au Sahel : étude expérimentale et modélisation. Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, 151p.

- LEVEQUE C., 2001.** Ecologie. De l'écosystème à la biosphère. Dunod, 502p.
- LIGHTHART T.N., 1996.** Development of earthworm burrow systems and the influence of earthworms on soil hydrology. PhD thesis, University of Wageningen, 140p.
- LIGHTHART T.N., PEEK G.J.W.C., TABER E.J., 1993.** A method for the three-dimensional mapping of earthworm burrow systems. *Geoderma*, 57: 129-141.
- LIGHTHART T.N., PEEK G.J.W.C., 1997.** Evolution of earthworm burrow systems after inoculation of lumbricid earthworms in a pasture in the Netherlands. *Soil. Biol. Biochem.* 29 (3/4): 453-462.
- LLYOD M., GHELARDI M.J., 1964.** A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33: 217-225.
- LOPES-ASSAD M.L., 1987.** Contribution à l'étude de la macroporosité lombricienne de différents types de sols de France. Thèse de doctorat. Université des Sciences et techniques du Languedoc. 218p.
- LOQUET M., BHATNAGAR T., BOUCHE M.B., ROUELLE J., 1997.** Essai de l'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les microorganismes. *Pedobiologia*, 17: 400-417.
- LORANGER G., PONGE J.F., BLANCHART E., LAVELLE P., 1998.** Influence of agricultural practices on arthropods communities in a vertisol (Martinique). *Eur. J. Soil Biol.*, 34: 157-165.
- LOWE A.J., 1955.** Improvement in the structural state of soils under leys. *J. Soil Sci.*, 6: 179-199.
- LOWE C.N., BUTT K.R., 1999.** Interspecific interactions between earthworms: a laboratory-based investigation. *Pedobiologia*, 43: 808-817.
- LOWE C.N., BUTT K.R., 2002.** Influence of organic matter on earthworm production and behaviour: a laboratory-based approach with applications for soil restoration. *European Journal of Soil Biology*, 38 (2): 173-176.
- LOZET J., MATHIEU C., 1997.** Dictionnaire de science du sol. Paris, Lavoisier Tec & Doc.
- LUXMOORE R.J., 1981.** Micro-, meso-, macroporosity in soil. *Soil Science Society of America Journal*. 45: 671-673.
- MAILLARD A., CUENDET G., 1997.** Résultats d'un essai de culture sans labour depuis plus de 20 ans à Changins. V. Propriétés biologiques du sol et vers de terre. *Revue Suisse Agric.*, 29: 225-230.
- MARGERITE P., DESCAENS T., BUREAU F., ALAR D., 2001.** Spatial distribution of earthworm species assemblages in a chalky slope of Seine Valley (Normandy, France). *Eur. J. Soil Biol.*, 37:291-296
- MARININSEN J.C.Y., NIJHUIS E., VanBREEMEN N., 1996.** Clay dispersability in moist earthworm casts of different soils. *Appl. Soil Ecol.*, 4: 83-92.
- MARTIN N.A., 1982.** The interaction between organic matter in soil and the burrowing activity of three species of earthworms (oligochaeta : Lumbricidae). *Pedobiologia*, 24: 185-190.
- MC ARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967.** Some generalized theorems of natural selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 48: 1893-1897.
- MC COY E.L., BOAST C.V., STEHOVER R.C., KLADIVKO E.J., 1994.** Macropore hydraulics: taking a sledgehammer to classical theory. In: Lal R., Stewart A. (Eds) Soil processes and water quality. Lewis, Boca Raton, Fla., 303-348.
- MC KEAGUE J.A., WANG C., TOPP G.C., 1982.** Estimating saturated hydraulic conductivity from soil morphology. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46: 1239-1244.
- MC KENZIE B.M., DEXTER A.R., 1993.** Size and orientation of burrow made by the earthworms *Aporrectodea rosea* and *A. caliginosa*. *Geoderma*, 56: 233-241.
- MELE, P.M. AND CARTER, M.R., 1999.** Impact of crop management factors in conservation tillage farming on earthworm density, age structure and species abundance in south-eastern Australia. *Soil Tillage Res.*, 50: 1-10.
- MOLOPE M.B., GRIEVE I.C. & PAGE E.R., 1987.** Contributions by fungi and bacteria to aggregate stability of cultivated soils. *J. Soil Sci.*, 38: 71-77.

- MORRIS H.M., 1922.** The insect and the other invertebrate fauna of arable land at Rothamsted. *Ann. Appl. Biol.*, 9: 282-305.
- MORVAN T., 1999.** Quantification et modélisation des flux d'azote résultant de l'épandage de lisier. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris 6, 157p.
- MÜLLER P.E., 1889.** Recherche sur les formes naturelles de l'humus. *Ann. Sci. Agro. Fr.*, 1.
- MUSY A., SOUTTER M., 1991.** Physique du sol. Collection Gérer l'Environnement. Presses polytechniques et Universitaires romandes, 335 p.
- MUSY A., SOUTER M., 1999.** Physique du sol. Lausanne, Presses polytechniques et Universitaires romandes. 335p.
- NELSON J.M., SATCHELL J.E., 1962.** The extraction of *Lumbricidae* from soil with special reference to the hand-sorting method. In: PW Murphy (Ed.), Progress in soil zoology, Butterworths, London, p 294-299.
- NEVEU A., RIOU C., BONHOMME R., CHASSIN P., PAPY F., 2001.** L'eau dans l'espace rural. Vie et milieux aquatiques. INRA Editions, 284p.
- NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1973.** Association of lumbricids in southern Sweden. *Pedobiologia*, 13: 301-326.
- NOWAK E., 1975.** Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments. *Ekologia Polska*, 23(3): 459-491.
- NUUTINEN V., PITKANEN J., KUUSELA E., WIDBOM T., LOHILATHI H., 1998.** Spatial variation of earthworm community related to soil properties and yield in a grass-clover field. *Applied Soil Ecology*, 8: 85-94.
- NUUTINEN V., PÖYHÖNEN S., KETOJA E., PITKÄNEN J. 2001.** Abundance of the earthworm *Lumbricus terrestris* in relation to subsurface drainage pattern on a sandy clay field. *European Journal of Soil Biology*, 37 (4): 301-304
- OLSON K.R., 1985.** Characterization of pore size distributions within soils by mercury intrusion and water-release methods. *Soil Sci.*, 139: 400-404.
- PAIN B.F., 1974.** Effects of cow slurry on earthworms (*Lumbricidae*) in grassland. *J. Sci. Food Agric.* 25: 1193-1194.
- PARKIN T.B, BERRY E.C., 1994.** Nitrogen transformation associated with earthworm casts. *Soil Biol. Biochem.*, 26: 1233-1238.
- PARKIN T.B., BERRY E.C., 1999.** Microbial nitrogen transformations in earthworms burrows. *Soil Biol. Biochem.*, 31: 1765-1771.
- PERES G., CLUZEAU D., CURMI P., HALLAIRE V., CHAUSSOD R., ANDREUX F., MONCOMBLE D., 1996.** The influence of the relationships between organic matter and earthworm community on vineyard soil structure. XII Int. Coll. on Soil Zoology. Dublin.
- PERES G., CLUZEAU D., CURMI P., HALLAIRE V., 1998a.** Earthworm activity and soil structure changes due to organic enrichments in vineyard systems. *Biol. Fertil. Soils*, 27: 417-424.
- PERES G., RIVIERE J.M., CURMI P., PRAT P., VALLEIX S., HARDY Y. CLUZEAU D., 1998b.** Integration of biological dimension to the agro-pedological diagnostic and spatial variability of this dimension. *Les Cahiers du BIOGER*, 5: 1-60.
- PERES G., LAMANDÉ M., CLUZEAU D., MARMONIER P., BELLIDO A., HALLAIRE V., CURMI P., 2002a.** Influence of earthworm biodiversity, subject to different agricultural managements, on soil structure and infiltration. 7th International Symposium on Earthworm Ecology. Cardiff, Pays de Galles.
- PERES G., DELERUE J.F., CLUZEAU D., HALLAIRE V., CURMI P., 2002b.** The role of earthworm burrows on water transfers. A morphological approach using an *in situ* characterisation and a flow model. 7th International Symposium on Earthworm Ecology. Cardiff, Pays de Galles.
- PERRET J., PRASHER S.O, KANTZAS A., LANGFORD C., 1997.** 3-D visualization of soil macroporosity using X-ray CAT scanning. *Can. Agri. Eng.* 39: 249-261.
- PERRET J., PRASHER S.O, KANTZAS A., LANGFORD C., 1999.** Three-dimensional quantification of macropore Networks in Undisturbed Soil cores. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 63: 1530-1543.

- PERRIER E., 1995.** Structure géométrique et fonctionnement hydrique des sols. Simulations exploratoires. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 255p.
- PERROUX K.M., WHITE I., 1988.** Designs for disc permeameters. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 52: 1205-1215.
- PETROVIC A.M., SIEBERT J.E., RIEKE P.E., 1982.** Soil bulk density analysis in three dimensions by computed tomographie scanning. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 46: 445-450.
- PHILLIPSON J., ABEL R., STEEL J., WOODDELL S.R.J., 1976.** Earthworms and the factors governing their distribution in an english beechwood. *Pedobiologia*, 16:258-285.
- PIERRET A., CAPOWIEZ Y., BELZUNCES L., MORAN J.C., 2002.** 3D reconstruction and quantification of macropores using X-ray computed tomography and image analysis. *Geoderma*. 106: 247-271.
- PITKANEN J., NUUTINEN V., 1997.** Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* sav. In the soil profile. *Soil Biol. Biochem.*, 29: 463-467.
- POIER K.R., RICHTER J., 1992.** Spatial distribution of earthworms ans soil properties in an arable loess soil. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 1601-1608.
- QUILIN K.J., 1999.** Kinematic scaling of locomotion by hydrostatic animals: ontogeny of peristaltic crawling by the earthworm *Lumbricus terrestris*. *J. Exp. Biol.*, 202: 661-674.
- RADFORD B.J., WILSON-RUMMENIE A.C., SIMPSON G.B., BELL K.L., FERGUSON M.A., 2001.** Compacted soil affects soil macrofauna populations in a semi-arid environment in central Queensland. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 1869-1872.
- RASMUSSEN K.J., 1999.** Impact of ploughless soil tillage on yield and soil quality : a Scandinavian review. *Soil & Tillage Research*, 53: 3-14.
- RAW F., 1959.** Estimating earthworm populations by using formalin. *Nature* (London) 184: 1661-1662.
- RAW F., 1960.** Earthworm population studies: a comparaison of sampling methods. *Nature* (London), 187: 257.
- RAW F., 1962.** Studies of earthworm populations in orchads. I. Leaf burial in apple orchards. *Ann. Appl. Biol.*, 50: 389-404.
- REGEV A., LAMB M.J., JABLONKA E., 1998.** The role of DNA methylation in invertebrates: Developmental regulation or genome defense ? *Molecular Biology and Evolution*. 15, 880-891.
- REUTENAUER D., 1987.** Variabilité spatiale des propriétés physiques et hydriques des sols et des formations superficielles du bassin versant de la Fecht en amont de Turckheim (Haut-Rhin).
- REYNOLDSON T.B., 1955.** Observations on the earthworms of North Wales. *North Wales Nature.*, 3: 292-309.
- RICHTER J., 1987.** The soil as a reactor. Catena Verlag, Cremlingen Germany.
- RINGGROSE-VOASE A.J., BULLOCK P., 1984.** the automatic recognition and measurementt of soil pore by image analysis and computer programs. *J. Soil Sci.*, 25: 673-684.
- RIVIERE J.M., TICO S., DUPONT C., 1992.** Méthode tarière- massif Armoricaïn - caractérisation des sols. INRA et Chambre d'Agriculture de Bretagne.
- ROGAAR H., 1974.** Polyester casts for the study of the pore structure in soils. *Neth. J. Agric. Sci.*, 22: 143-152.
- ROGAAR H., BOSWINKEL J.A., 1978.** Some soil morphological effect of earthworm activity : field data and X-ray radiographiy. *Neth. J. Agric. Sci.*, 26: 145-160.
- ROHRIG R., LANGMAACK M., SCHRADER S., LARINK O., 1998.** Tillage systems and soil compaction – their impact on abundance and vertical distribution of Enchytraeidae. *Soil & Tillage Research*, 46: 117-127
- ROMANS J.C.C., ROBERTSON L., 1975.** Some characteristics of the freely drained soils of the Ettrick association in East Scotland. *Geoderma*, 14(4): 297-317.

- ROSSI J.P., LAVELLE P., ALBRETCH A., 1997.** Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Biol. Biochem.*, 29: 485-488.
- ROSSI J.P., LAVELLE P., 1998.** Earthworm aggregation in the Savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). *Applied Soil Ecology*, 7: 195-199.
- ROTH C., JOSCHKO M., 1991.** A note of the reduction of runoff from crusted soils by earthworm burrows and artificial channels. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 154: 101-105.
- ROVIRA A.D., SMETTEM K.R.J, LEE K.E., 1987.** Effect of Rotation and Conservation Tillage on Earthworms in a Red-brown Earth under Wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 38: 829-834.
- RUNDGREN S., 1986.** Vertical distribution of lumbricids in southern Sweden. *Oikos* 26: 299-306.
- RUSEK J., 1985.** Soil microstructure - contributions on specific soil organisms. *Biol. Fert. Soils*, 6: 204-215.
- SATCHELL J.E., 1955a.** Aspect of earthworm ecology. *In: Soil zoology*, Butterworths. London, 180-199.
- SATCHELL J.E., 1969.** Methods of sampling earthworm populations. *Pedobiologia*, 9: 20-25.
- SATCHELL J.E. 1980.** "r" worms and "K" worms : a basis for classifying lumbricid earthworm strategies. *In Dindal (Ed) VII Int. Coll. Soil Zool.*, 848-863.
- SAUSSEY M., 1966.** Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *Allolobopora ictérica* (Savigny) (Oligochète Lombricien). *Mem. Soc. Linn. Normandie, Nouv. Ser., Sect. Zool.*, 3(1): 1-158.
- SAVIGNY J.C., 1826.** *In* Cuvier, "analyse des trav. acad. roy. sci. pendant l'année 1821, partie physique" *Mem. acad. roy. sci. inst. Fr.*, 5: 176-184.
- SCHAEFER M., SCHAUERMA N.N. J., 1990.** The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiologia*, 34: 299-314.
- SCHEU S., 1991.** Mucus excretion and carbon turnover of endogeic earthworms. *Biol. Fert. Soils*, 12: 217-220.
- SCHMIDT O., SCRIMGEOUR C.M., HANDLEY L.L., 1997.** Natural abundance of ¹⁵N and ¹³C in earthworms from a wheat and a wheat-clover field. *Soil Biol. Biochem.* 29: 1301-1308.
- SCHNITZER M., 1978.** Humic substances: chemistry and reactions. *In: Schnitzer M. & Khan S.U. (Eds.) Soil Organic matter.* Elsevier Scientific publishing company, Amsterdam Oxford New York. P 1-58.
- SCHRÄDER S., JOSCHKO M., KULA H., LARINK O., 1995.** Earthworm effects on soil structure with emphasis on soil stability and soil water movement. *In Soil structure – Its development and function.* Lewis Publishers., p 109-133.
- SCHRÄDER S., BAYER B., 2000.** Abundance of mites (Gamasina and Oribatida) and biotic activity in arable soil affected by tillage and wheeling. *Braunschweig Naturkundliche Schriften*, 6: 165-181.
- SCHWERT D.P., 1990.** Oligochaeta : Lumbricidae. *In: Dindal, D.L (Ed.) Soil Biology Guide.* John Wiley & Sons, New York, p 341-356.
- SHAW C., PAWLICK S., 1996.** The developpment of soil structure by *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* in parent materials belonging to different textural classes. *Pedobiologia*, 29: 327-339.
- SHIPITALO M.J., PROTZ R., 1989.** Chemistry and micromorphology of aggregation in earthworm casts. *Geoderma*, 45: 357-374.
- SHIPITALO M.J., BUTT K.R., 1999.** Occupancy and geometrical properties of *Lumbricus terrestris* L. burrows affecting infiltration. *Pedobiologia*, 43: 782-794.
- SHIPITALO M.J., DICK W.A., EDWARDS W.M., 2000.** Conservation tillage and macropore factors that affect water movvment and the fate of chemicals. *Soil & Tillage Research*, 53: 167-183.

- SHUSTER W.D., SUBLER S., Mc COY E.L., 2000.** Foraging by deep-burrowing earthworms degrades surface soil structure of a fluventic Hapludoll in Ohio. *Soil & Tillage Research*. 54: 179-189.
- SHUSTER W.D., SUBLER S., Mc COY E.L., 2001.** Deep-burrowing earthworms additions changed the distribution of soil organic carbon in a chisel-tilled soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 983-996.
- SIEPEL H., VAN de BUND C.F., 1988.** The influence of management practices of the microarthropod community of grassland. *Pedobiologia*, 31: 339-354.
- SIMON J.C., LE CORRE L., 1996.** Recueil de données du site de Quimper-Kerbernez in Trente ans de lysimètres en France 1960-1990 Muller JC. (Ed). INRA Editions, Comifère, Paris.
- SIMON J.C., 1990.** Systèmes de culture prairiaux à rotation rapide : nature des contraintes, effets cumulatifs. "Un point sur les systèmes de culture". L.Combe, D. Picard coordinateurs. INRA Edition.
- SIMPSON G.G., 1949.** Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
- SLAGER S., 1964.** A study of the distribution of biopores in some sandy soil in Netherlands. In : A. Jongerius (ed.), Soil micromorphology. Elsevier Ed., Amsterdam, p 421-427.
- SMETTEM, K.R.J., 1986.** Analysis of water flow from cylindrical macropores. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 50: 1139-11421.
- SOLBRIG O.T., 1991.** The IUBS-SCOPE-UNESCO program of research in biodiversity. In: Solbrig O.T. (Eds). From Genes to Ecosystem: a Research Agenda for Biodiversity. Mass.: IUBS, Cambridge, UK, pp. 5-11.
- SOLBRIG O.T., 1994.** Biodiversity: an introduction. In: Solbrig O.T., Emden H.M.v, and Oordt P.G.W.J.v. (Eds). Biodiversity and Global Change. CAB International, IUSB, Paris, France, pp. 13-20.
- SPINGETT J.A., 1981.** A new method for extracting earthworm from soil cores, with a comparison of four commonly used methods for estimating earthworm populations. *Pedobiologia*, 21: 217-222.
- SPRINGETT J.O., GRAY R., 1996.** The interaction between plant roots and earthworm burrows in pasture. *Soil. Biol. Biochem.* 29(3/4): 62-625.
- STENGEL P., PLEY P., TANGUY H., 1978.** Travail ou non travail du sol en rotations céréalières intensives. *Perspectives Agricoles*, 12: 50-54.
- STOCKDILL S.M.J., 1982.** Effects of introduced earthworms on the productivity of New-Zeland pastures. *Pedobiologia*, 24: 29-35.
- STOCKFISCH N., FORSTREUTER T., EHLERS W. , 1999.** Ploughing effects on soil organic matter after twenty years of conservation tillage in Lower Saxony, Germany. *Soil & Tillage Research*, No. 52, pp 91-101.
- SVEISTRUP T.E., HARALDSEN T.K., ENGELSTAD F., 1997.** Earthworm channels in cultivated clayey and loamy Norwegian soils. *Soil & Tillage Research* 43: 251-262.
- SVENDSEN J.A., 1955.** Earthworm population studies: A comparison of sampling methods. *Nature (Lond)*, 175: 864.
- TEBRÜGE F., DÜRING R.A., 1999 –** Reducing tillage intensity, a review of results from a long term study in Germany. *Soil & Tillage Research*, 53: 15-28.
- TERHIVUO J., 1989.** The Lumbricidae (Oligochaeta) of southern Finland: species assemblage, numbers, biomass and respiration. *Ann. Zool. Fennici*, 26: 1-23.
- TEXIER C., CLUZEAU D., SEUX R., TREHEN P., 1995.** Influence of aldicarb kinetics on earthworm activities in experimental microcosms. *Acta Zool. Fennica*, 196: 290-296.
- TEXIER C., CORTET J., GOMOT A., CLUZEAU D., 1997.** Etat de l'art critique sur l'utilisation de la faune du sol comme indicateur de l'impact des polluants sur la qualité des sols. Ademe Ed.
- THIELLEMAN U., 1986.** Elektrischer Regenwurmfang mit der Oktettmethode. *Pedobiologia*, 29: 296-302.
- TIMMERMAN A., VANDERSTEEN K., FYSHS T., CLEYNENBREUGE J.V., FEYEN J., 1999.** A flexible and effective pre-correction algorithm for non medical applications with clinical X-ray CT scanners. In: Feyen J., Wiyo K. (Eds.), Modelling of transport processes in soils. Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands. p121-131.

- TIWARI S.C., TIWARI B.K., MISHRA R.R., 1989.** Microbial populations, enzymes activities and nitrogen-phosphorus-potassium enrichment in erathworm casts and in the surrounding soil of a pineapple plantation. *Biol. Fertil. Soils*, 55: 225-245.
- TOLLNER E.W., VERMA B.P., CHESHIRE J.R.J.M., 1987.** Observing soil-tool interactions and soil organisms using X-ray computer tomography. *Trans. Am. Soc. Agric. Eng.*, 30: 1605-1610.
- TOPOLIANTZ S., PONGE J.F., VIAUX P., 2000.** Earthworm and enchytraeides activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structure. *Plant and Soil*. 225: 39-51.
- TOUCHOT F., KILBERTUS G., VANNIER G., 1983.** Rôle d'un collembole (*Folsomia candida*) au cours de la dégradation des litières de charme et de chêne, en présence ou en absence d'argile. In : newstrends in soil biology. P. Lebrun et al. (Eds), Dieu- Brichart, Louvain-la-Neuve.
- TROJAN M.D., LINDEN D.R., 1998.** Macroporosity and Hydraulic Properties of Earthworm-affected Soils as Influenced by tillage and Residue management. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 62: 1687-1692.
- URBANEK J., DOLEZAL F., 1992.** Review of some case studies on the abundance and on the hydraulic efficiency of earthworms channels in Czechoslovak soils, with reference to the subsurface pipe drainage. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 1563-1572.
- Van DEN BERG J.A., ULLERSMA P., 1991.** Stability status of a macropore channel under transient conditions of ponded to non-ponded infiltration. In Hydrological Basis of Ecologically Sound Management of Soil and Groundwater, Proceedings of the Vienna Symposium, August 1991 (H.P. Nachtnebel a,d H. Kovar, Eds), IAHS Publlication N°. 202, 163-172. International Association of Hydrological Sciences.
- VanDENBYGAART A.J., PROTZ R., TOMLIN A.D., 2000.** Changes in pore structure in a no-till chronosequence of silt loam soils, southern Ontario. *Canadian Journal of Soil Science*, 79: 149-160.
- Van RHEE J.A., NATHANS S., 1961.** Observations of earthworm populations in orchard soils. *Netherlands J. of Agr. Sci.*, 9(2): 94-100.
- Van RHEE J.A., NATHANS S., 1973.** Ecological aspects of earthworm populations in relation to weather conditions. *Rev. Ecol. Biol. Soil*, 10, 4 : 523-533.
- VAUCLIN M., 1983.** Méthodes d'étude de la variabilité spatiale des propriétés d'un sol. Dans INRA (eds), Variabilité spatiale des processus de transfert dans les sols. Les colloques de l'INRA, p 9-43. INRA Publications, Avignon.
- WALTON W.R., 1933.** The reaction of earthworms to alternating current of electricity in the soil. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 35(2): 24-27.
- WANG D., NORMAN J., LOWERY B., MCSWEEN 1994.** Non destructive determination of hydrogeometrical characteristics of soil macropores. *Soil Science Society of America Journal*, 58: 294-303.
- WARNER G.S., NIEBER J.L., MOORE I.D., GEISE R.A., 1989.** Characterizing macropores in soil by computed tomography. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 53: 653-660.
- WELLINGTON S.L., VINEGAR H.G., 1987.** X-ray computerized tomography. *J. Petroleum Technol.*, 8: 885-898.
- WEST C.C., 1984.** Microarthropods and plant species associations in two subantartic terrestrial communities, Copenhagen, *Oikos*, 4: 66-73.
- WEST L.T, HENDRIX P.F, BRUCE R.R., 1991.** Micromorphic observation of soil alteration by earthworms. Agriculture, Ecosystems and Environnement, Elsevier science Publishers, B. V., Amsterdam.
- WIDIATMAKA 1994.** Analyse structurale et fonctionnement hydrique d'un système pédologique limoneux acide sur granite et sur schiste du massif armoricain. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 334p.
- WILCKE D.E. von, 1952.** On the domestication of the "soilution" earthworm. *Anz. Schädlingssk.*, 25: 104-106.

- WILSON G.V., LUXMOORE R.J., 1988.** Infiltration, macroporosity and mesoporosity distributions in to forested weatersheds. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 53: 329-335.
- WILLSON E.O., PETER F.M., (Eds), 1988.** Biodiversity. Nat. Acad. Press, Washington, DC, USA.
- WUEST S.B, 2001.** Earthworm, infiltration, and tillage relationships in a dryland pea-wheat rotation. *Applied Soil Ecology*, 18(2): 187-192.
- WYSS E., GLASSTETTER M., 1992.** Tillage treatments and earthworm distribution distribution in a Swiss experimental corn field. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 1635-1639.
- ZABORSKI E.R., 2003.** Allyl isothiocyanate: an alternative chemical expellant fo sampling erathworms. *Applied Soil Ecology*, 22(1): 87-95.
- ZACHMANN J.E., LINDEN D.R., CLAPP C.E., 1987.** Macroporous infiltration as affected by earthworms, tillage and residue. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51: 1580-1586.
- ZAJONC I., 1971.** Participation des lombrics (*Lumbricidae*) dans la libération des éléments minéraux des feuilles mortes d'une forêt de hêtres et de chênes. In "IV Colloquium pedologiae", ed. I.N.R.A., Paris.
- ZICSI A., 1962.** Determination of number and size of sampling unit for estimating lumbricid populations of arables soils. In: PW Murphy (Ed.), *Progress in Soil Zoology*, Butterworth, London, p 68-71.
- ZIDA M., 1998.** Structure et fonctionnement hydrique d'un système pédologique armoricain (France). Rôle de l'espace poral et de l'agencement des horizons. Thèse de Doctorat. Ecole Supérieure Agronomique de Rennes, 188p.

Liste des tableaux et figures

Liste des tableaux

Tableau 1 : Répartition de la faune dans un sol brun non cultivé des régions tempérées	5
Tableau 2 : Liste des rotations étudiées sur le site de Kerbernez	21
Tableau 3 : Caractéristiques physico-chimiques des modalités d'étude sur Quimper	23
Tableau 4 : Caractéristiques physico-chimiques des modalités d'étude sur Rennes	27
Tableau 5 : Synthèse des sites d'étude et de leurs caractéristiques	29
Tableau 6 : Bilan des apports annuels de phytosanitaires et de fertilisants sur les sites	32
Tableau 7 : Liste des substances chimiques, des auteurs et des protocoles d'extraction	35
Tableau 8 : Abondances et biomasses lombriciennes moyennes par m ²	52
Tableau 9 : Abondances moyennes des "catégories écologiques-stade"	55
Tableau 10 : Liste des taxons	58
Tableau 11 : Présence/absence des taxons observés sur Quimper et Rennes	59
Tableau 12 : Matrice de similarité appliquée aux taxons non rares	60
Tableau 13 : Liste des taxons inféodés, sensibles ou ubiquistes aux conditions pédo-climatiques.....	61
Tableau 14 : Liste des taxons sensibles au site et au système cultural	62
Tableau 15 : Liste des taxons dont la distribution est majoritairement expliquée par le site.	69
Tableau 16 : Liste des taxons dont la distribution est expliquée par les systèmes culturaux	69
Tableau 17 : Liste des taxons dont la distribution est expliquée par le site et le système cultural.....	70
Tableau 18 : Abondance moyenne des espèces extraites par tri manuel.....	75
Tableau 19 : Liste des taxons présentant une large distribution (formol/tri manuel).	75
Tableau 20 : Liste des taxons inféodés, sensibles ou ubiquistes/ sites (formol/ tri manuel)	76
Tableau 21 : Liste des taxons dont la distribution est liée au système cultural (formol/tri manuel)...	76
Tableau 22 : Liste des taxons dont la distribution est expliquée par le site (formol/tri manuel).....	80
Tableau 23 : Taxons dépendants du système de culture (formol/tri manuel).....	80
Tableau 24 : Taxons dont la distribution est expliquée par le site, le système cultural (formol/TM) ..	81
Tableau 25 : Taxons dont la variation n'est expliquée ni par site, ni système cultural (formol/TM) ...	81
Tableau 26 : Synthèse de la comparaison entre échantillonnage au formol et tri manuel	83
Tableau 27 : Humidité volumique moyenne des différents horizons	87
Tableau 28 : Code des pores caractérisés par leur taille et leur forme	103
Tableau 29 : Nombre de lombriciens efficients par modalité en fonction de la zone d'étude	109
Tableau 30 : Caractérisation de la porosité observée pour chaque modalité	110
Tableau 31 : Abondance moyenne des différentes espèces lombriciennes sur 1m ²	118
Tableau 32 : Abondance des différentes espèces lombriciennes efficientes sur la zone large	119
Tableau 33 : Abondance des différentes espèces lombriciennes efficientes sur la zone directe	119
Tableau 34 : Liste des paramètres structuraux des galeries	130
Tableau 35 : Volume poral total de la macroporosité	140
Tableau 36 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au-dessus du bloc Q0P11	143
Tableau 37 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au-dessus du bloc Q0PT11	146
Tableau 38 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits dans la périphérie du bloc Q0PT21..	148
Tableau 39 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au-dessus du bloc R0ML11i	150
Tableau 40 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au-dessus du bloc R0ML21r	153
Tableau 41 : Abondance et biomasse des lombriciens extraits au-dessus du bloc R0ML31r	155
Tableau 42 : Valeurs des Ksat sur les sites de Quimper et Rennes (horizon 0-25 cm)	169
Tableau 43 : Valeurs des Ksat sur les sites de Quimper et Rennes (horizon 25-50 cm).....	171

Tableau 44 : Volumes en cm ³ de la porosité totale et porosité effective	178
Tableau 45 : Valeurs des longueurs totales de porosité effective.....	181
Tableau 46 : Valeurs en cm/cm de la tortuosité de la porosité effective.....	182
Tableau 47 : Taux de branchement (%) de la porosité effective	183
Tableau 48 : Paramètres descriptifs des galeries observées et Ksat associées.	187
Tableau 49 : Valeurs des conductivités et des flux mesurées pour les blocs	188
Tableau 50 : Valeurs de flux en l/m et l/h, calculés pour chaque galerie	189

Liste des figures

Figure 1 : Schéma des interactions au sein du sol	3
Figure 2 : Composition pondérale d'un horizon organique de sol de prairie tempérée	5
Figure 3 : Les principaux termes du bilan hydrique.....	14
Figure 4 : Localisation des sites d'étude	20
Figure 5 : Dispositif expérimental de Kerbernez (Quimper)	22
Figure 6 : Diagramme ombrothermique de janvier 1999 à décembre 2000 (Quimper).	23
Figure 7 : Localisation des parcelles de Champ-Noël et de Pacé du site de Rennes.....	24
Figure 8 : Descriptif du dispositif expérimental et de la parcelle du site de Rennes.....	25
Figure 9 : Diagramme ombrothermique de janvier 1999 à décembre 2000 (Rennes).	28
Figure 10 : Bilan des interventions culturales sur les sites de Quimper et de Rennes	30
Figure 11 : Méthode d'extraction des lombriciens sur le terrain	38
Figure 12 : Diagramme de situation de quelques espèces communes	46
Figure 13 : Distribution des catégories écologiques.....	46
Figure 14 : Abondances et biomasses absolues et relatives des lombriciens	53
Figure 15 : Abondances moyennes absolues et relatives des catégories écologiques	55
Figure 16 : Site de Quimper, Abondance relative moyenne des "Taxons-stade"	63
Figure 17 : Site de Rennes, Abondance relative moyenne des "Taxons-stade"	65
Figure 18 : Représentation graphique de l'AFC, plan 1-2	67
Figure 19 : Représentation graphique de l'AFC, plan 2-3	67
Figure 20 : Représentation graphique de l'AFCVI ; plan 1-2.....	68
Figure 21 : Abondances et biomasses moyennes obtenues par le tri manuel.....	72
Figure 22 : Abondances moyennes des "catégories écologiques-stade" obtenues par tri manuel	74
Figure 23 : Abondances relatives moyennes des "taxon-stade"	77
Figure 24 : Représentation graphique de l'AFCVI des données formol + tri manuel ; plan 1-2	79
Figure 25 : Aire de répartition de <i>L. friendi</i> , <i>L. polyphemus</i> , <i>L. badensis</i>	88
Figure 26 : Evolution des teneurs en matière organique du sol sur le site de Quimper.....	91
Figure 27 : Localisation des trois zones d'étude du peuplement lombricien	101
Figure 28 : Schéma des zones de quantification de la porosité	102
Figure 29 : Etude de la porosité d'origine biologique	103
Figure 30 : Profil cultural sur monoculture maïs, Quimper (fertilisation lisier)	104
Figure 31 : Profil cultural sur la prairie temporaire (fertilisation lisier), Quimper	105
Figure 32 : Profil cultural sur la prairie permanente, Quimper	106
Figure 33 : Profil cultural sous monoculture maïs (fertilisation lisier), Rennes.....	107
Figure 34 : Profil cultural sous la prairie permanente, Rennes	108
Figure 35 : Nombre moyen de pores quantifiés par niveau sur toutes les modalités	111
Figure 36 : Relation entre nombre total de pores sur le profil et densité lombricienne	112
Figure 37 : Relation (prairies) entre nombre de pores sur le profil et de la densité lombricienne ...	114
Figure 38 : Relation (maïs) entre nombre de pores sur le profil et densité lombricienne	115
Figure 39 : Relation (prairies) entre nombre de pores par niveau et densité lombricienne.....	116
Figure 40 : Relation (maïs) entre nombre de pores par niveau et densité lombricienne	117
Figure 41 : Nombre moyen de pores quantifiés par niveaux sur les modalités	120
Figure 42 : Illustration de la tortuosité selon différents auteurs	131
Figure 43 : Zones de prélèvement des blocs de sol et prélèvement des blocs.....	133

Figure 44 : Principe de la tomographie aux rayons X	135
Figure 45 : Photo du scanner.....	135
Figure 46 : Traitement de l'image volumique.....	137
Figure 47 : Reconstitution en 3 dimensions d'un réseau poral complexe.....	138
Figure 48 : Caractéristiques de la macroporosité lombricienne sur les modalités	141
Figure 49 : Représentation du réseau poral observé en prairie permanente (QOP11)	142
Figure 50 : Représentation du réseau poral en prairie temporaire (QOPT11)	145
Figure 51 : Représentation du réseau poral en prairie temporaire (QOPT21)	147
Figure 52 : Représentation du réseau poral en maïs (ROML11i)	149
Figure 53 : Représentation du réseau poral en maïs (ROML21r)	151
Figure 54 : Représentation du réseau poral (ROML31r)	154
Figure 55 : Etapes de travail pour réaliser les mesures de conductivité à saturation (Ksat)	163
Figure 56 : Ecoulement de l'eau vers le bas dans un bloc de sol vertical saturé	164
Figure 57 : Définition des zones directes et des zones larges. A : sous prairie, B : sous maïs	165
Figure 58 : Relation entre la conductivité et l'abondance ou la biomasse lombricienne	172
Figure 59 : Relation entre la conductivité et les anéciques et endogés associés	173
Figure 60 : Relation entre conductivité hydraulique et anéciques ou endogés (zone directe)	174
Figure 61 : Relation entre conductivité hydraulique et anéciques ou endogés (zone large)	175
Figure 62 : Relation entre conductivité hydraulique et anéciques, endogés (adultes, juvéniles)	175
Figure 63 : Relation entre conductivité hydraulique et anéciques et endogés	176
Figure 64 : Porosités effective et totale des horizons supérieurs et inférieurs	178
Figure 65 : Diagramme entre la conductivité hydraulique à saturation et le volume poral effectif ..	179
Figure 66 : Longueur totale du réseau effectif des différentes modalités.....	180
Figure 67 : Diagramme entre la longueur et le volume de la porosité effective	181
Figure 68 : Diagramme entre longueur de la porosité effective et le Ksat	182
Figure 69 : Diagramme entre tortuosité du réseau poral et le Ksat	183
Figure 70 : Diagramme entre Ksat et taux de branchement.....	184
Figure 71 : Données relatives des inclinaisons des segments constituant le réseau de galeries.....	185
Figure 72: Galerie présentant une constriction de longueur l_1 et de rayon r_1	190
Figure 73 : Evolution du rayon et de la longueur de la constriction	191
Figure 74 : Valeurs de conductivité à saturation mesurées et simulées	192

Annexes

Dispositif expérimental du site de Quimper

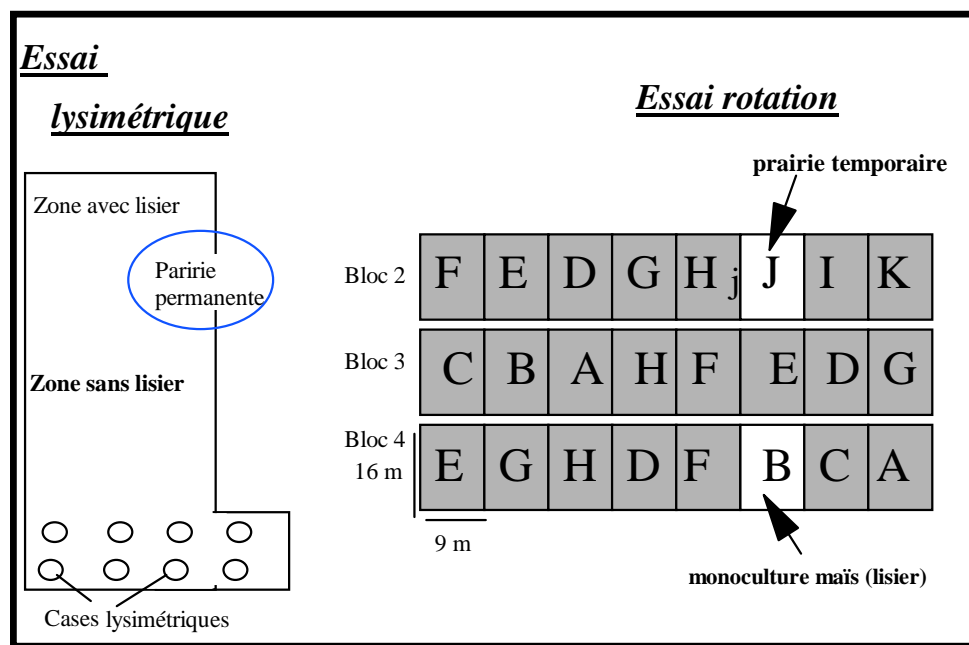
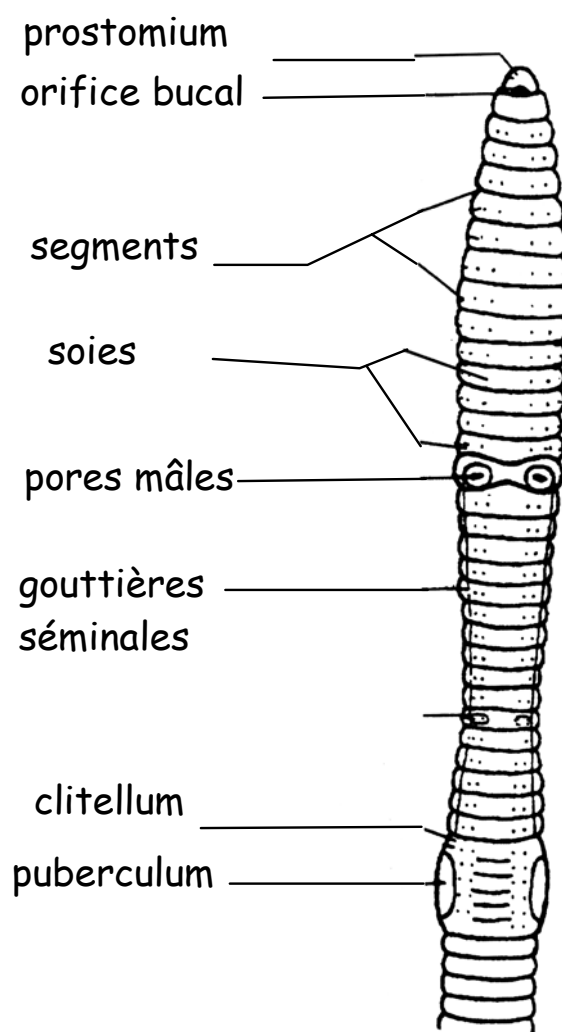


Schéma des principaux caractères externes d'un ver de terre (vue ventrale)



Principales caractéristiques des espèces rencontrées

□ Espèces épigées

✓ *Dendrobaena mammalis*

Espèce de petite taille : taille adulte comprise entre 32 et 41 mm de longueur, pour une masse comprise entre 87 et 105 mg et un diamètre équivalent variant entre 1 et 2,5 mm (1 mm au stade adulte dans cette étude). Elle présente une pigmentation cutanée irisée pourpre foncé, le clitellum étant jaune orangé plus ou moins violacé. Eubiotique sténohumique⁴⁰, elle vit dans des milieux peu organiques. Elle présente un caractère hygrophile marqué, et est une espèce typique des sols humides. Elle est neutrophile et relativement acido-tolérante. De part ses caractéristiques morpho-écologiques elle appartient à la catégorie des **épigés pholéophiles** ; Saussey (1956) note son commensalisme qui affecte de nombreuses galeries d'animaux endogés (Bouché, 1970b).

Cette espèce est observée en Grande-Bretagne, Belgique, Espagne, Italie, Allemagne, Pays-bas. Elle est répartie de manière hétérogène sur l'ensemble de la France.

✓ *Dendrobaena octaedra*

Espèce de petite taille : taille adulte comprise entre 30 et 60 mm, pour une masse variant entre 80 et 100 mg et un diamètre équivalent variant entre 1 et 2,5 mm (1 mm au stade adulte dans cette étude). Elle présente une pigmentation cutanée irisée rouge violacée avec un gradient antéro-postérieur et dorso-ventral. Calcifuge et mésobiotique euryhumique, elle vit dans des milieux moyennement organiques ; de plus elle est acidophile préférent et fortement acidotolérante. De part ses caractéristiques morpho-écologiques elle appartient à la catégorie des **épigés**.

Cette espèce possède une vaste aire de répartition à travers toute l'Europe et la Sibérie, de Nouvelle-zemble jusqu'à Madère. Elle a été également signalée au Groenland, en Nouvelle-Angleterre et au Mexique. En France, elle est observée sur l'ensemble du territoire.

✓ *Lumbricus castaneus*

Espèce de petite taille : taille adulte comprise entre 35 et 60 mm de longueur, pour une masse comprise entre 140 et 350 mg (en moyenne 100-150 mg dans notre étude) et un diamètre équivalent variant entre 2 et 2,5 mm (tête : 2 mm, corps : 1 mm dans notre étude). Elle présente une pigmentation rouge foncé. Coprophile, eubiotique euryhumique elle affecte les milieux peu organiques. Elle présente un caractère hygrophile. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle appartient à la catégorie des **épigés straminicoles**. Elle joue indirectement un rôle dans la résorption des refus de prairie, que sont les plantules de graminées non pâturées poussant à l'emplacement des bouses de bovins (Bouché, 1976). Sa répartition spatiale est de type atlantico-nordique.

✓ *Lumbricus rubellus castenoides* (nouvelle espèce)

Espèce de petite taille : taille adulte comprise entre 30 et 60 mm de longueur, pour une masse comprise entre 180 et 380 mg (en moyenne 100-200 mg dans notre étude) et un diamètre équivalent variant entre 2 et 2,5 mm (tête : 1,5 mm, corps : 1 mm dans notre étude). Elle présente une pigmentation rouge foncé. Euryhumique elle vit dans des milieux moyennement organiques ; elle est acidophile préférent, relativement acidotolérant et euryionique et présente un caractère hygrophile. Ce taxon est considéré comme assez rare, mais présentant un intérêt particulier en

⁴⁰ selon Bouché, 1972, les espèces eubiotiques sont présentes dans des milieux dont le C/N < 13 ; les espèces mésobiotiques sont présentes dans des milieux dont le rapport C/N > 13.

raison de ses mœurs prairiales. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle appartient à la catégorie des **épigés**.

Généralement non distinguée de *Lumbricus rubellus rubellus* la répartition générale de cette espèce est peu connue. Se basant sur la distribution de *L. rubellus sensu lato*, son aire générale comprendrait toute la région paléartique allant des climats méditerranéens aux régions froides de Scandinavie et de Sibérie.

□ **Espèces anéciques**

✓ ***Lumbricus friendi***

Espèce de grande taille : taille adulte comprise entre 130 et 250 mm, pour une masse comprise entre 5 et 15g (en moyenne de 1,3 à 2,2 g dans notre étude) et un diamètre équivalent variant entre 7 et 9 mm (en moyenne tête : 6 mm , corps : 4,5 mm dans notre étude). De couleur rouge pourpre, elle présente un gradient de dépigmentation le long de l'axe longitudinal. Eubiotique sténohumique elle affecte les milieux peu organiques. Elle présente un caractère hygrophile. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle a une position intermédiaire entre **épigés et anéciques (épi-anécique)**. Cette espèce n'est observée qu'en Europe occidentale.

✓ ***Lumbricus terrestris***

Espèce de grande taille : taille adulte comprise entre 130 et 250 mm (en moyenne entre 105 et 130 mm dans notre cas), pour une masse comprise entre 5 et 15 g (entre 3.5 et 5 g dans notre cas) et un diamètre équivalent variant entre 7 et 9 mm (tête : 7 mm, corps : 8 mm, dans notre étude). De couleur rouge pourpre, elle présente un gradient de dépigmentation le long de l'axe longitudinal (cette distinction permettra notamment de différencier les juvéniles de cette espèce, des juvéniles de *Lumbricus castaneus*, ne présentant pas ce gradient). Eubiotique sténohumique, elle fréquente les milieux peu organiques et est hygrophile. Cette espèce n'est pas une espèce anécique stricte, mais est classée dans la catégorie écologique des **épi-anéciques**, car présentant des caractéristiques intermédiaires entre épigés et anéciques (essentiellement dans les milieux forestiers).

Elle est présente dans toute l'Europe ; de plus, depuis la colonisation du nouveau monde, elle est aussi observée en Amérique du nord et en Océanie.

✓ ***Lumbricus rubellus rubellus***

Espèce taille moyenne : taille adulte comprise entre 60 et 130 mm, pour une masse comprise entre 450 et 2500 mg (en moyenne entre 450 et 750 mg dans notre étude) et un diamètre équivalent de 5 mm pour la tête et 4 mm pour le corps dans notre étude. Elle présente une pigmentation rouge foncé. Eubiotique euryhumique elle affecte les milieux moyennement organiques, et présente un caractère hygrophile. de plus, elle est acidiphile préférent, fortement acidotolérant et euryoniques.

De part ses caractéristiques morpho-écologiques, Bouché (1972) classait cette espèce comme épigée ; depuis différents travaux tendent à montrer que cette espèce présente des caractères comportementaux proches de ceux des anéciques (localisation jusque 20 cm de profondeur des réseaux de galeries), ceci indiquerait donc une **classification intermédiaire entre épigés et anéciques (épi-anéciques)** ; ce changement dans la classification s'appuie de plus sur la taille moyenne des individus, supérieure à celle généralement observée pour les épigés.

En ce qui concerne la distribution géographique, cette sous-espèce n'étant habituellement pas distinguée de *Lumbricus rubellus catenoides* sa répartition générale est peu connue. Cependant, se basant sur la distribution de *L. rubellus sensu lato*, son aire générale comprendrait toute la région paléartique allant des climats méditerranéens aux régions froides de Scandinavie et de Sibérie.

✓ ***Aporrectodea giardi***

Espèce de grande taille : taille adulte comprise entre 150 et 250 mm (en moyenne 200 mm dans notre cas), pour une masse comprise entre 1,5 et 3,2 g (en moyenne 4000 mg dans notre cas) et un diamètre équivalent variant entre 5 et 7 mm (tête : 5 mm, corps : 6 mm dans notre étude). Elle

présente une pigmentation brune-noire foncé avec un gradient antéro-postérieur et dorso-ventral. Eubiotique sténohumique, elle fréquente les milieux peu organiques. Elle est neutrophile, fortement acidotolérante et présente un caractère hygrophile. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle appartient à la classe des **anéciques strictes**.

Son aire de répartition est réduite au nord de la France, cependant en raison d'une confusion possible avec *Aporrectodea longa*, sa répartition en Europe reste difficile à définir.

✓ ***Aporrectodea longa***

Espèce de grande taille : taille adulte comprise entre 130 et 170, pour une masse comprise entre 1,2 et 3,8 g (de 800 à 1700 mg dans notre étude) et un diamètre équivalent variant entre 5,5 et 8 mm (tête : 4-5 mm, corps : 3-4 mm dans notre étude). Elle présente une pigmentation gris-noirâtre avec un gradient antéro-postérieur et dorso-ventral. Eubiotique euryhumique, elle fréquente les milieux peu organiques. Elle est neutrophile et relativement acidotolérante, et présente un caractère hygrophile. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle appartient à la classe des **anéciques strictes**.

Son aire de répartition correspond aux zones européennes présentant un climat relativement frais et tempéré et en France, elle se réduit au nord du pays ; cependant en raison d'une confusion possible avec *Aporrectodea longa*, sa répartition reste difficile à définir.

✓ ***Aporrectodea nocturna***

Espèce de grande taille : taille adulte comprise entre 90 et 180, pour une masse comprise entre 1,950 et 2,650 g (en moyenne 2000 mg dans notre étude) et un diamètre équivalent variant entre 4 et 5 mm (tête : 6 mm, corps : 5 mm dans notre étude). Elle présente une pigmentation brun-noirâtre à brune avec un gradient antéro-postérieur et dorso-ventral. Calcicole et eubiotique sténohumique, elle vit dans des milieux peu organiques. Elle est neutrophile et fortement acidotolérante, et présente un caractère hygrophile. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle appartient à la classe des **anéciques strictes**.

Son aire de répartition s'étend de la Grande-Bretagne à l'Italie ; en France, elle était recensée sur l'ensemble du territoire à l'exception de la Corse et de l'Aquitaine.

□ **Espèces endogées**

✓ ***Aporrectodea caliginosa caliginosa* (Savigny, 1826)**

Espèce de taille moyenne : taille adulte comprise entre 60 et 80 mm, pour une masse comprise entre 180 et 840 mg (entre 400 et 900 mg dans notre cas) et un diamètre équivalent variant entre 3,5 et 4,5 mm (tête : entre 3 et 4 mm, corps : entre 2 et 3 et dans notre étude). Elle est apigmentée. Eubiotique sténohumique, elle affecte les milieux peu organiques. Elle est neutrophile, fortement acidotolérante et hygrophile.

Deux variétés ont été observées sur nos sites d'étude : ***Aporrectodea caliginosa typica***, ***Aporrectodea caliginosa f. trapezoides* (Dugès, 1828)**, ; ces deux variétés se différenciant par un critère morphologique : pubercules formés de deux paires de tubercules chez *Aporrectodea c. typica* et pubercules linéaires chez *Aporrectodea c. f. trapezoides*. De plus, nous avons observé que ces variétés se différencient par leur taille et poids : *Aporrectodea caliginosa f. trapezoides* présente des individus plus grands (poids : 900 mg, diamètre tête : 4 mm). Cette distinction n'étant pas faite de manière systématique dans les différentes études, la répartition géographique des deux variétés n'est pas simple. Cependant, ces deux taxons semblent être présents sur l'ensemble de la France, malgré les confusions de systématique. De part leurs caractéristiques morpho-écologiques, ces deux variétés appartiennent à la classe des **endogés strictes**.

✓ ***Allolobophora chlorotica chlorotica***

Espèce de taille moyenne : taille adulte comprise entre 50 et 80 mm, pour une masse comprise entre 500 et 700 mg (entre 150 et 350 mg dans notre cas) et un diamètre équivalent variant entre 3 et 7

mm (tête : 3 mm, corps : 2 mm dans notre étude). Eubiotique euryhumique, elle affecte les milieux peu organiques. Neutrophile, relativement acidotolérants.

Deux variétés ont été observées sur nos sites d'étude, elles diffèrent morphologiquement et comportementalement :

- *Allolobophora c. chlorotica typica* : forme typique du taxon *Allolobophora c. chlorotica*, elle présente une pigmentation verte et est caractéristique des milieux hygrophiles. Cette variété a des comportements plus épigés que la variété albinique et appartient à la catégorie **épi-endogée**.

- *Allolobophora chlorotica chlorotica albanica* : forme albinique, elle est apigmentée et est généralement présente dans les zones les plus sèches de l'aire de distribution de l'espèce. Elle présente un caractère nettement plus calcicole que la forme typique. Cette variété appartient **aux endogés**.

Cette espèce est présente sur l'ensemble de l'Europe et de l'Asie mineure et est également observée dans les zones tempérées des Amériques.

✓ *Allolobophora icterica*

Espèce de taille moyenne : taille adulte comprise entre 70 et 90 mm (en moyenne 80 mm dans notre cas), pour une masse comprise entre 700 et 1200 mg (en moyenne 600-700 mg dans notre cas) et un diamètre équivalent variant entre 3 et 4 mm (tête : 4 mm, corps : 3 mm dans notre étude). Elle est apigmentée. Eubiotique euryhumique, elle affecte les milieux peu organiques. Elle est neutrophile, relativement acidotolérante et hygrophile. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle appartient à la classe des **endogés**. Elle présente un intérêt particulier en raison de son importance dans les prairies françaises.

Cette espèce est présente sur la majorité du territoire Français, à l'exception de l'Aquitaine, des Charentes et de la Corse.

✓ *Allolobophora r. rosea*

Espèce de taille petite à moyenne : taille adulte comprise entre 40 et 70 mm, pour une masse comprise entre 150 et 200 mg (entre 200-300 mg dans notre cas) et un diamètre équivalent variant entre 2 et 3,5 mm ((tête : 3 mm, corps : 2 mm dans notre cas). Elle présente une pigmentation rosâtre avec un clitellum rose-orangé très marqué. Eubiotique euryhumique, elle affecte les milieux peu organiques. Elle est neutrophile et relativement acidotolérante, ainsi qu'hygrophile. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle appartient à la classe des **endogés**.

Originnaire d'Eurasie et d'Afrique, elle possède une aire de répartition très vaste. Elle a été introduite dans toutes les régions à climat froid et tempéré, et est très répandue en France.

✓ *Octalasion cyaneum*

Espèce de taille moyenne à grande : taille adulte comprise entre 80 et 140 mm (120 mm en moyenne dans notre étude), pour une masse comprise entre 150 et 2500 mg (en moyenne 1300 mg dans notre cas) et un diamètre équivalent variant entre 6 et 8 mm (entre 4-5 mm dans notre étude). Elle ne présente pas de pigmentation cutanée à l'exception d'un liseré transversal et médio-segmentaire brunâtre avec gradient antéro-postérieur. Eubiotique sténohumique, elle affecte les milieux peu organiques. Elle est neutrophile, fortement acidotolérante et est typique des sols humides. De part ses caractéristiques morpho-écologiques, elle appartient à la classe des **endogés de surface (épi-endogés)**.

Cette espèce est présente dans les régions fraîches du nord ou de l'est de la France, mais est essentiellement observée en Europe occidentale et orientale.

Annexe 4

Tableau de contingence "taxon-stade"/"relevé" utilisé pour l'Analyse Factorielle des Correspondances

	Espèces																																		
	ACA																																		
MOCA	AD	JV	ACA D	ACJV	ACT AD	ACTJ V	AIAD	AIJV	ARA D	ARJV	ATA D	ATJV	DMA D	DMJ V	DO	LCA D	LCJV	LRCA D	LRCJ V	LRRA D	LRRJ V	LTAD	LTJV	NGA D	NGJV	NLA D	NLJV	NNA D	NNJV	OCA D	OCJV	ANJV	ANA D	Total	
QML1	1	0	5	9	1	0	0	0	4	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	26	
QML2	1	1	7	19	2	0	0	1	1	7	2	5	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	52	
QML3	0	0	5	4	0	0	0	0	2	6	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	
QPP1	5	0	18	11	16	0	0	2	9	3	9	4	0	0	0	2	0	4	1	0	2	0	0	0	0	2	1	4	1	0	0	31	15	140	
QPP2	11	2	6	10	3	0	0	1	2	1	2	0	0	0	1	2	0	5	2	1	3	0	0	0	0	5	1	1	1	0	0	30	10	100	
QPP3	19	0	5	1	4	0	0	3	1	1	16	2	0	0	0	11	0	7	0	3	0	0	0	0	0	6	0	2	0	0	0	13	13	107	
QPT1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	6	1	0	0	0	24	0	13	1	1	0	0	0	0	0	3	2	1	0	1	1	2	5	65	
QPT2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	24	1	12	1	7	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	3	9	66	
QPT3	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	12	0	7	0	6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	8	11	54	
RML1	0	0	2	13	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	11	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	41	
RML2	0	0	2	5	1	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	11	0	12	1	6	0	0	0	0	1	1	0	0	47	
RML3	0	0	1	15	2	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	4	9	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	41	
RPP1	4	0	9	16	8	0	7	21	0	0	0	0	6	0	0	9	0	1	0	0	1	6	7	2	20	0	1	0	0	0	0	0	0	118	
RPP2	0	0	8	9	10	0	7	12	0	0	0	0	10	0	0	9	4	0	0	0	0	2	10	2	17	0	2	0	0	0	0	0	0	102	
RPP3	2	2	9	10	10	1	13	16	0	0	0	0	8	1	0	18	1	1	0	0	0	10	6	6	11	2	5	0	0	1	1	0	0	134	
Total	44	5	78	127	58	1	30	61	23	25	41	14	24	1	1	113	6	52	5	21	18	25	55	14	62	21	13	8	2	4	4	93	63	1112	

Annexe 5

Principaux résultats issus du tri manuel

Structure globale des peuplements lombriciens

- Le tri manuel permet de récolter des petits individus, le poids moyen étant de 0.27 g/i sur l'ensemble des modalités et 0.33 g/i pour les adultes (tableau 1).
- Le nombre d'individus extraits par le tri manuel est particulièrement important en prairie permanente (309 i/m² sur Quimper et 730 i/m² sur Rennes) comparé au nombre extrait en monoculture maïs (21 i/m² sur Quimper et 154.6 i/m² sur Rennes), mais il est très faible en prairie temporaire (16 i/m²).
- Le stade de maturité sexuelle des individus récoltés par le tri est différent suivant les sites : sur Quimper, le tri manuel permet d'extraire des individus majoritairement adultes (en moyenne 60 % des peuplements échantillonnés par tri manuel), alors que sur le site de Rennes les individus échantillonnés sont essentiellement juvéniles.

Tableau 1 : Abondances et biomasses moyennes obtenues par le tri manuel (les données sont multipliées par 16 afin d'avoir des valeurs rapportées au m²) et associées aux valeurs de formol

		Tri manuel						Tri manuel + formol					
		AB moyennes (i/m ²)			BM moyennes (g/m ²)			AB moyennes (i/m ²)			BM moyennes (g/m ²)		
		Juv.	Ad.	Total	Juv.	Ad.	Total	Juv.	Ad.	Total	Juv.	Ad.	Total
Quimper	QPP	101,3 ^a	197,3 ^a	298,6 ^{!82 a}	20,5 ^a	62,4 ^a	82,9 ^{!27 a}	143,6 ^a	270,6 ^a	414,2 ^{!69 a}	37,2 ^a	107,8 ^a	145 ^{!18 a}
	QPT	5,3 ^b	10,7 ^b	16 ^{!16 b}	0,4 ^b	2,3 ^b	2,7 ^{!3,7 b}	15,3 ^b	62,4 ^b	77,7 ^{!10 b}	4,3 ^b	32,8 ^b	37,1 ^{!2 b}
	QM	10,7 ^c	10,7 ^c	21,4 ^{!24 b}	0,72 ^b	2,5 ^b	3,2 ^{!3 b}	30,7 ^c	23 ^c	53,7 ^{!40 b}	4,3 ^b	6 ^c	10,3 ^{!5 c}
Signifi.		S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	NS	S	S
Rennes	RPP	490,7 ^a	240 ^a	730,7 ^{!82 a}	127,5 ^a	85,7 ^a	213,2 ^{!46 a}	548,7 ^a	300 ^a	848,7 ^{!98 a}	162,1 ^a	123,7 ^a	285,8 ^{!65 a}
	RM	133,3 ^b	21,3 ^b	154,6 ^{!101 b}	23,7 ^b	6,2 ^b	29,9 ^{!15 b}	167,3 ^b	30,6 ^b	197,9 ^{!105 b}	39,4 ^b	23,3 ^b	62,7 ^{!11 b}
Signifi.		S	S	S	S	NS	S	S	S	S	S	NS	S

Catégories écologiques

- Quel que soit le site d'étude, le tri manuel permet de récolter essentiellement des endogés (en moyenne 80% des individus récoltés), sauf dans le cas de la prairie temporaire sur Quimper où aucun endogé n'est récolté (Tableau 2). La forte proportion d'endogés, récoltés sur les prairies permanentes et les maïs, modifie les structures écologiques des peuplements qui sont de fait **plus déséquilibrées** que lors d'une extraction par le formol seul (respectivement 70% et 80% d'endogés sur les prairies permanentes de Quimper et de Rennes et 90% et 55% sur les maïs). La structure écologique fonctionnelle de la prairie temporaire reste quand à elle similaire à celle observée lors de l'étude au formol seul : forte dominance d'épigés (54%), les anéciques représentant 35% du peuplement et les endogés 11%.
- Les individus récoltés au tri manuel sont majoritairement au stade adulte sur Quimper et juvénile sur Rennes.

Caractérisation spécifique fonctionnelle

❑ Composition spécifique fonctionnelle

• Richesse spécifique

Tableau 3 : Absence/présence des taxons observés sur les différentes modalités après intégration des données issues du tri manuel. Les taxons présentant des statuts différents comparé à l'étude "formol" sont grisés.

	Quimper			Rennes	
	Maïs L	Prairie temp.	Prairie perma.	Maïs L	Prairie perma.
<i>Dendrobaena mammalis</i> (DM)				+	+
<i>Dendrobaena octaedra</i> (DO)			(+)		
<i>Lumbricus castaneus</i> (LC)	(+)	+	+		+
<i>Lumbricus r. castenoides</i> (LRC)	(+)	+	+		+
<i>Lumbricus friendi</i> (LF)	+	+	+		
<i>Lumbricus terrestris</i> (LT)				+	+
<i>Lumbricus r. rubellus</i> (LRR)		+	+	+	(+)
<i>Aporrectodea giardi</i> (NG)				+	+
<i>Aporrectodea longa</i> (NL)		+	+		+
<i>Aporrectodea nocturna</i> (NN)		(+)	+		
<i>Aporrectodea caliginosa typica</i> (AC)	+	(+)	+	+	+
<i>Aporrectodea caliginosa f. trapezoides</i> (AT)	+	+	+		
<i>Allolobophora c. chlorotica albanica</i> (ACA)	(+)	(+)	+		+
<i>Allolobophora c. chlorotica typica</i> (ACT)	+	(+)	+	+	+
<i>Allolobophora icterica</i> (AI)	(+)		+	+	+
<i>Allolobophora r. rosea</i> (AR)	+	(+)	+	+	+
<i>Octolasion cyaneum</i> (OC)		(+)		(+)	(+)
Nb. total de taxons non rares	5	6	12	8	11
<i>Nb. total de taxons avec taxons rares</i>	9	12	13	9	13

• Similarité de composition spécifique

Tableau 4 : Matrice de similarité appliquée aux taxons non rares (indice de Sorensen) entre les 5 stations. Données intégrant le tri manuel + le formol

	QML	QPT	QPP	RML	RPP
QML	1				
QPT	0.36	1			
QPP	0.58	0.66	1		
RML	0.46	0.14	0.44	1	
RPP	0.3	0.35	0.69	0.73	1

Tableau 1: Nombre de pores par horizons et par modalités

Modalité	Horizon	Nombre de pores				total	ET
		moyen rond	Inter.	grand rond	Inter.		
Prairie permanente	1H(5cm)	8.7	8.3	3.7	3.0	23.7	4.7
	2H(18cm)	6.7	15.3	1.7	3.7	27.3	7.1
	3H(27 cm)	2.0	7.0	1.3	3.7	14.0	2.0
	4H (39 cm)	1.5	5.0	0.5	4.0	11.0	2.1
Prairie temporaire	1H(6cm)	5.0	6.3	2.3	3.3	17.0	5.3
	2H(20cm)	4.0	3.7	1.7	3.0	12.3	4.0
	3H(27 cm)	3.0	3.0	1.7	3.0	10.7	4.5
	4H (41 cm)	7.7	8.0	1.7	3.3	20.7	4.0
Maïs inter-rang	0H (surface)	9.3	7.7	4.3	3.3	24.7	2.5
	1H(9cm)	8.3	11.0	1.0	8.3	28.6	4.6
	2H(20cm)	4.0	7.7	5.7	7.7	25.1	6.2
	3H(31 cm)	4.3	7.3	1.0	1.7	14.3	4.0
	4H (39 cm)	2.0	2.7	0.3	5.0	10	7.0
Maïs Rang	0H (surface)	11.7	10.0	3.0	7.7	32.4	13.0
	1H(9cm)	8.0	9.3	2.3	6.7	26.3	7.1
	2H(20cm)	9.3	9.0	3.0	8.0	29.3	5.5
	3H(31 cm)	6.3	7.0	1.3	2.3	17	1.5
	4H (39 cm)	5.0	5.7	0.7	3.3	14.7	1.5

Tableau 2 : Nombre de pores par horizons et par modalités

Modalité	Horizon	Nombre de pores				total	ET
		moyen		grand			
		rond	inter.	rond	Inter.		
Prairie permanente	1H(10cm)	16.3	13.7	1.7	1.0	32.7	3.5
	2H(20cm)	21.3	13.7	1.0	1.0	37.0	2.0
	3H(30 cm, SL)	11.3	12.0	1.3	0.0	24.7	5.7
	4H (41 cm)	19.3	13.0	1.0	4.0	37.3	6.0
Maïs inter-rang	0H (surface)	6.7	2.7	3.3	1.0	13.7	3.8
	1H(9cm)	12.0	10.7	2.3	1.3	26.3	4.7
	2H(20cm)	13.7	13.0	0.7	6.0	33.3	6.7
	3H(31 cm, SL)	9.3	4.3	1.3	0.7	15.6	1.5
	4H (39 cm)	8.3	12.0	2.7	3.3	26.3	4.4
Maïs Rang	0H (surface)	9.7	6.7	1.7	1.0	19.1	6.1
	1H(9cm)	17.3	11.3	2.0	1.0	31.6	5.6
	2H(20cm)	19.0	12.0	2.7	1.3	35.0	16.2
	3H(31 cm, SL)	10.0	6.3	0.7	1.3	18.3	7.5
	4H (39 cm)	13.0	11.3	2.7	2.7	29.7	2.0

Annexe 7

Tableau 1 : Abondance et biomasse lombriciennes sur la zone directe

Site	modalité		N°	Abondance lombricienne (nb. /625 cm²)								
				Répétition	Epigés		Anéciques		Endogés		Total	Total (sans épigés)
					Jv.	Ad.	Jv.	Ad.	En JV	En Ad.		
Quimper	Mais inter-rang	1	-	-	1	-	-	-	1	1		
		2	-	-	-	-	2	1	3	3		
	Mais rang	1	-	-	-	-	-	-	-	-		
		2	-	-	-	-	1	1	2	2		
	Prairie Permanente	1	-	-	3	-	1	5	9	9		
		2	-	2	3	2	-	2	9	7		
	Prairie tempo	3	-	1	2	3	-	6	12	11		
		1	-	-	1	-	2	-	3	3		
		2	-	-	-	-	-	-	-	-		
		3	-	1	-	-	-	-	1	-		
Rennes	Mais inter-rang	1	-	-	2	-	1	1	4	4		
		2	-	-	-	-	1	-	1	1		
		3	-	-	1	-	-	-	1	1		
	Mais rang	1	-	-	-	1	-	1	2	2		
		2	-	-	4	1	-	1	6	6		
		3	-	-	2	-	-	-	2	2		
	Prairie Permanente	1	-	2	4	-	1	2	9	7		
		2	-	-	1	-	2	-	3	3		

Tableau 2 : Abondance et biomasse lombriciennes sur la zone large

Site	modalité	N°	Répétition	Abondance lombricienne (nb. /2500 cm ²)								Total	Total (sans épigés)
				Epigés		Anéciques		Endogés					
				Jv.	Ad.	Jv.	Ad.	En JV	En Ad.				
Quimper	Mais inter-rang	1	-	-	1	-	4	4	0	9			
		2	-	-	-	-	3	9	12	12			
	Mais rang	1	-	-	-	-	1	3	4	4			
		2	-	-	2	-	4	3	9	9			
	Prairie Permanente	1	1	1	1	5	5	26	39	37			
		2	2	4	11	4	5	4	30	24			
	Prairie tempo	3	-	5	3	1	1	14	24	19			
		1	-	9	-	5	2	1	17	8			
		2	2	1	-	5	2	-	10	7			
		3	-	2	2	3	-	-	7	5			
Rennes	Mais inter-rang	1	-	-	3	-	3	1	0	7			
		2	-	-	6	-	5	2	13	13			
		3	-	-	2	1	1	2	6	6			
	Mais rang	1	-	-	5	1	3	2	11	11			
		2	-	-	8	1	2	1	12	12			
		3	-	-	5	2	5	1	13	13			
	Prairie permanente	1	-	4	11	1	4	5	25	21			
		2	-	3	6	1	5	5	20	17			

Biomasse lombricienne (g /625 cm²)

				Biomasse lombricienne (g /625 cm ²)							
Site	modalité	N°	Répétition	Epigés		Anéciques		Endogés			
				Jv.	Ad.	Jv.	Ad.	En JV	En Ad.	Total	
Quimper	Mais inter-rang	1	1	-	-	0.27	-	-	-	0.27	0.27
		2	2	-	-	-	-	0.19	0.26	0.45	0.45
	Mais rang	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
		2	2	-	-	-	-	0.06	0.37	0.43	0.43
	Prairie Permanente	1	1	-	-	2.28	-	0.16	1.29	3.73	3.73
		2	2	-	0.46	1.65	1.69	-	0.83	4.63	4.17
	Prairie tempo	3	3	-	0.11	1.31	5.25	-	2.56	9.23	9.12
		1	1	-	-	-	1.47	0.07	-	1.54	1.54
		2	2	-	-	-	-	-	-	-	-
		3	3	-	0.22	-	-	-	-	0.22	-
Rennes	Mais inter-rang	1	1	-	-	0.41	-	0.09	0.66	1.16	1.16
		2	2	-	-	-	-	0.11	-	0.11	0.11
		3	3	-	-	0.10	-	-	-	0.10	0.10
	Mais rang	1	1	-	-	-	2.47	-	0.30	2.77	2.77
		2	2	-	-	5.52	0.57	-	0.41	6.50	6.50
		3	3	-	-	3.33	-	-	-	3.33	3.33
	Prairie Permanente	1	1	-	0.27	2.81	-	0.21	0.67	3.96	3.69
		2	2	-	-	1.57	-	0.50	-	2.06	2.06

Biomasse lombricienne (g /2500 cm²)

				Jv.	Ad.	Jv.	Ad.	En JV	En Ad.		
Quimper	Mais inter-rang		1	-	-	0.27	-	0.87	1.00	2.14	2.14
			2	-	-	-	-	1.51	1.00	2.52	2.52
	Mais rang		1	-	-	-	-	0.15	0.93	1.08	1.08
			2	-	-	0.78	-	0.76	0.85	2.40	2.40
	Prairie Permanente		1	0.08	0.22	6.88	9.58	0.67	7.16	24.59	24.29
			2	0.29	0.77	5.25	4.98	0.64	1.45	13.37	12.32
	Prairie tempo		3	-	2.56	2.15	15.09	0.07	5.38	25.25	22.69
			1	-	2.37	-	5.65	0.35	0.85	9.22	6.85
			2	0.27	2.49	-	4.05	0.14	-	6.95	4.19
			3	-	0.47	0.51	4.04	-	-	5.03	4.56
Rennes	Mais inter-rang		1	-	-	0.67	-	0.30	0.66	1.63	1.63
			2	-	-	4.84	-	0.42	0.72	5.98	5.98
			3	-	-	0.29	5.31	0.23	0.59	6.42	6.42
	Mais rang		1	-	-	4.37	2.47	0.31	0.72	7.87	7.87
			2	-	-	6.50	0.57	0.11	0.41	7.59	7.59
			3	-	-	5.50	10.52	0.63	0.17	16.82	16.82
	Prairie permanente		1	-	0.50	9.25	3.44	0.95	2.03	16.18	15.68
			2	-	0.40	6.36	2.45	0.73	1.51	11.44	11.05

Liste des travaux personnels

Publications scientifiques et valorisation

□ Articles dans des périodiques à comité de lecture

- 2004 **G. Pérès**, F. Jourjon, E. Baradeau, D. Cluzeau, J.L. Brosseau. The impacts of spreading winery wastewaters on microorganisms and earthworms in vineyards. *Water Science and technology* (soumis)
- 2004 P. Morand, **G. Pérès**, P. Robin, H. Yulipriyanto and S. Baron. Gaseous emissions from composting poplar bark-poultry dung mixtures: a field approach. *Compost Science and Utilization* (accepted for publication)
- 2004 Lamandé M., **Pérès G.**, Hallaire V., Curmi P. et Cluzeau D. Morphologie porale, conductivité hydraulique et communautés lombriciennes suivant trois systèmes de culture. *EGS* (Accepté pour publication)
- 2004 **Pérès G.**, Abiven S., Cluzeau D., Menasseri S. Influence de la qualité des apports organiques sur les peuplements lombriciens. *Applied Soil Ecology* (en préparation)
- 2003 **Pérès G.**, Cluzeau D., Giboin A., Petit J., van der Werf H.M.G., - Pertinence d'une méthode de diagnostic agro-environnementale en production agrobiologique bovine. *Les courriers de l'Environnement* (soumis)
- 2003 **Pérès G.**, Cluzeau D., Curmi P., Marmonier P., Bellido A., Interaction between earthworms and macropores under different agro-pedo-climatical contexts. *Applied Soil Ecology* (en préparation)
- 2003 Lamandé M., Hallaire V., Curmi P., **Pérès G.**, Cluzeau D., - Changes of pore morphology, infiltration and earthworm community in a loamy soil under different agricultural managements. *Catena*. **54**, 637-649
- 1998 **Pérès G.**, Cluzeau D., Curmi P., Hallaire V. - The influence of the relationships between organic matter and functional structure of earthworm's community, on soil structure in vineyard soils. *Biol. Fertil. Soils*, **27**:417-424

□ Articles dans des périodiques sans comité de lecture

- 2004 **Pérès G.** & Cluzeau D. – "L'approche "Hérody-BRDA" et l'approche classique". *Alter Agri*, n°63, pp. 22-24
- 2004 Thomas F., **Pérès G.**, Cluzeau D. – "Les vers de terre : les acteurs de la fertilité des sols". *TCS*, n°27, pp. 10-21
- 2004 **Pérès G.** & Brault J. "La vie biologique des sols". *L'écho du CEDAPA*. N°51, pp 4-5.
- 2003 **Pérès G.**, Prat P., Hardy Y., Rivière JM, suire M., Cluzeau D. – "Les méthodes de diagnostics agro-pédologiques. Complémentarité de l'approche "Hérody" et des approches classiques". Cas du contexte pédo-climatique breton. 2^{ème} Edition". *Les Cahiers du Bioger*, Vol 1, 157 pp
- 2003 Cluzeau D., **Pérès G.**, Decaens T., Bureau F., Grandin V., Giteau J.L. – « Caractérisation microbiologique des sols agricoles tempérés : évaluation des lombriciens et de leurs activités ».
- 2002 Dolédec AF., Descotes A., Moncomble D., Cluzeau D., **Pérès G.**, Chaussod R. - "Viticulture raisonnée et préservation des terroirs en Champagne. *Phytoma, La défense des végétaux*, n° 546, février 2002, pp. 39-40

- 2001 Dolédec AF., Descotes A., Moncomble D., Cluzeau D., **Pérès G.**, Chaussod R. - "Viticulture raisonnée et préservation des terroirs en Champagne, synthèse de 10 ans d'essai". *Le Vigneron Champenois*, nov 2001 pp. 70-86
- 2000 **Pérès G.**, Prat P., Hardy Y., Rivière JM, suire M., Cluzeau D. – Les méthodes de diagnostics agro-pédologiques. Complémentarité de l'approche "Hérody" et des approches classiques". *Les Cahiers du Bioger*, Vol 2, 128 pp
- 2000 Cluzeau D., Cannavacciuolo, **Pérès G.** – Indicadores macrobiológicos de los suelos: las lombrices. Método de muestreo en los agrosistemas en zona templada. *La Semana Vitivinícola*, N° 2.834/35, pp 4.346-4.360
- 1998 Descotes A., Moncomble D., Perraud A., Dolédec AF., Panigai L., Cluzeau D., **Pérès G.**, Chaussod – Programme Viti 2000 en Champagne : production intégrée et préservation de la qualité des terroirs viticoles. *Le vigneron Champenois*, déc 1998, pp.50-59
- 1997 **Pérès G.**, Cluzeau D – L'agriculture Biologique, une voie pour le développement durable. Bilans et perspectives des travaux de recherche en Bretagne. *Les Cahiers du Bioger*, Vol 2, 159 pp

❑ Chapitres d'ouvrages

- 2003 Hallaire V., Roger-Estrade J., Richard G., Cluzeau D., **Pérès G.**, Boizard H.- La structure du sol et son évolution : dégradation et régénération de la composante physique des sols cultivés. *In* : Girard JC, Rémy JC, Berthelin J., Walter C. & Morel JL (Ed.), *Sol et Environnement*, Dunod Editions, paris, 800 p (en préparation)
- 2003 Cluzeau D., Lavelle P., Blanchard E., & **Pérès G.** – Faune du sol, les lombriciens et ses applications. *In* : Girard JC, Rémy JC, Berthelin J., Walter C. & Morel JL (Ed.), *Sol et Environnement*, Dunod Editions, paris, 800 p (en préparation)

❑ Communications à des manifestations nationales et internationales

➤ Communications orales sur articles

- 2004 **G. Pérès**, F. Jourjon, E. Baradeau, D. Cluzeau, J.L. Brosseau. The impacts of spreading winery wastewaters on microorganisms and earthworms in vineyards. *3rd International specialised conference on sustainable viticulture and winery wastes management. Barcelone, Espagne 24-26 mai*
- 2003 Cheverry C., **Pérès G.**, Gautronneau Y., Sylvander B., - « L'approche Hérody-BRDA de connaissance des sols ». *Séminaire Bio CIAB. Darveil, France, Novembre 2003*
- 2003 **Pérès G.**, Cluzeau D., Giboin A., Petit J., van der WERF H.M.G., - « Pertinence des indicateurs agro-environnementaux actuels en production agrobiologique bretonne (bovin lait, bovin viande) ». *Séminaire Bio CIAB. Darveil, France, Novembre 2003*
- 2003 Cluzeau D., **Pérès G.**, Decaens T., Bureau F., Grandin V., Giteau J.L. – « Caractérisation macrobiologique des sols agricoles tempérés : évaluation des lombriciens et de leurs activités ». *COMIFER-GEMAS. Blois, France, Novembre 2003*

- 2002 Jourjon F., Thibault C., Khaldi S., Brosseau JL, **Pérès G** – Impact de l'épandage des effluents vinicoles sur vigne. *Coll Organisation Internationale sur le Vin. Bratislava, Pologne, Juin 2002, 10 p*
- 2002 Lamandé M., Hallaire V., Curmi P., **Pérès G.**, Cluzeau D. – Pore space morphology related to agricultural management and biological activity : consequences on near-saturated infiltration. *17th World Congress of Soil Science. Bangkok, Thailand, 14-21 August 2002, pp 1329-1 à 1329-9*
- 2002 Dolédec AF., Panigai L., Descotes A., Moncomble D., Cluzeau D., **Pérès G.**, Chaussod R. "Enherbement permanent et préservation des terroirs en Champagne". *Coll. MondiaViti. "Pour une viticulture durable", Bordeaux, France, 4-5 décembre 2002 pp.37-41*
- 2001 Lamandé M., Hallaire V., Curmi P., **Pérès G.**, Cluzeau D. – Effet des pratiques culturales et de l'activité lombricienne sur la structure du sol et ses propriétés d'infiltration. *26^{ème} Journées Scientifiques du Groupe Francophone Humidité et transferts en milieux poreux (GFHN), Vaulx-en-Velin, France, 27-28 Novembre, pp. 143-148.*
- 2001 Dolédec AF., Descotes A., Moncomble D., Cluzeau D., **Pérès G.**, Chaussod R. - " Viticulture raisonnée et préservation des terroirs en Champagne. *18^{ème} conférence du COLUMA , 5-6-7 Déc 2001 à Toulouse, pp.873-880*
- 1999 Cluzeau D., Cannavacciuolo M., **Pérès G.** – Méthode d'échantillonnage dans les agrosystèmes en zone tempérée. *In Euroviti 99, 12^{ème} Colloque Viticole et Oenologique Nov 99, Montpellier - ITV France, Paris (Eds). pp. 25-38.*
- 1998 Descotes A., Moncomble D., Perraud A., Dolédec AF, Chaussod R., Cluzeau D., **Pérès G.** – Programme VITI 2000 en Champagne : production intégrée et préservation de la qualité des terroirs viticoles. *Coll. Inter. ANPP 17^{ème} conférence du COLUMA : journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon, France, pp 1055-1063*
- 1997 Descotes A., Moncomble D., Chaussod R., Cluzeau D., **Pérès G.**, Grinbaum M., Cuchet F. - La production intégrée en Champagne (Programme VITI 2000) : effets comparés d'une conduite traditionnelle et d'une conduite intégrée sur l'agrosystème viticole. Bilan des travaux réalisés depuis 1990. *Coll. Inter. ANPP 5^{ème} conférence sur les maladies des plantes, Tours, France, 3-5 déc. 1997 8p*

➤ Communications orales avec résumés écrits

- 2001 Lamandé M., Hallaire V., Curmi P., **Pérès G.**, Cluzeau D. – Structural Features induced by agricultural management and earthworms activity in relation to near-saturated infiltration. *International Working Meeting on Micropedology. Genth, Belgique, 9-13 Juillet 2001.*
- 2001 **Pérès G.**, Lamandé M., Cluzeau D., Marmonier P., Hallaire V., Curmi P. – Interactions entre biodiversité lombricienne et structure du sol en fonction des pratiques culturales. *Journées des Doctorants de l'Association Française pour l'Etude des Sols, Rennes, France, 21 Décembre 2001*
- 1999 **G. Pérès**, JM Rivière, P. Curmi, D. Cluzeau – Pertinence de la macroporosité biologique observée *in situ* comme outil d'estimation de l'activité lombricienne. *Journée AFES. Paris, France, Décembre 1999*
- 1996 Curmi P., Barros E., Duboisset A., **Pérès G.**, Cluzeau D., Hallaire V. - Effects of macrofauna on soil structure and pore space morphology as measured by image analysis. *10th International Working Meeting on soil Micromorphology, Moscou , Russie, 08-13/07/96*

➤ Communications orales sans résumés écrits

- 2004 **Pérès G.** & Cluzeau D. Influence des différents apports organiques sur les communautés lombriciennes. Bilan des travaux. *Séminaire CAREN "*. Rennes, France. 26 Février
- 2003 F. Bastardie, **G. Pérès**, D. Jégou, M. Cannavacciuolo, Y. Capowiez & D. Cluzeau. Bioturbation des lombriciens et fonctionnement du sol : études tridimensionnelles. *Séminaire CAREN "Visualisation des données en 3 D"*. Rennes, France. 23 Mai

➤ Communications affichées

- 2004 **Pérès G.**, Cluzeau D., Bellido A., Marmonier P., Curmi P. - Modifications comportementales des lombriciens soumis à divers systèmes culturaux. 6^{ème} *Journées d'Ecologie Fonctionnelle*. Rennes, France, 10-12 Mars 2004
- 2004 **Pérès G.**, Lamandé M., Cluzeau D., Hallaire V. – Caractérisation morphologique en 3 dimensions des réseaux naturels de galeries lombriciennes et influence sur les transferts hydriques. 6^{ème} *Journées d'Ecologie Fonctionnelle*. Rennes, France, 10-12 Mars 2004
- 2004 **Pérès G.**, Lamandé M., Cluzeau D., Hallaire V., Delerue J.F. - 3D morphological characteristics of natural earthworm burrows under different agricultural practices and influence on water transfers. *EuroSol*. Freiburg, **Allemagne**, 4-12 Septembre
- 2004 Hallaire V., Lamandé M., **Pérès G.**, Cluzeau D., Heddadj D. - Effect of agricultural practices and biological activity on soil structure and near-saturated infiltration. *EuroSol*. **Freiburg**, Allemagne, 4-12 Septembre
- 2004 **Pérès G.**, Cluzeau D., Bellido A., Marmonier P., Curmi P. - Modifications of the foraging behaviour of earthworms related to different agricultural practices. *XIV International Colloquium Soil Zoology*. Rouen, France. 30 Août-3 Septembre.
- 2004 **Pérès G.**, Lamandé M., Cluzeau D., Hallaire V. - 3D morphological characteristics of natural burrow network in relation to different earthworm species. Influence on water transfers. *XIV International Colloquium Soil Zoology*. Rouen, **France**. 30 Août-3 Septembre.
- 2002 **Pérès G.**, Cluzeau D., Bellido A., - Les lombriciens : groupe de réponse pertinent à diverses pressions anthropiques. 4^{èmes} *Journées d'Ecologie Fonctionnelle*, Gourdon, France, 4-8 mars 2002
- 2002 **Pérès G.**, Cluzeau D., Bellido A., Marmonier P. - A la recherche de nouveaux indicateurs de l'état macro-biologique des sols. *Forum Qualité des sols*, Ministère de l'Environnement, Paris, France, 15-16 mai 2002
- 2002 **Pérès G.**, Delerue J.F, Cluzeau D., Hallaire V., Curmi P. - The role of earthworm burrows on water transfers. A morphological approach using an *in situ* characterisation and a flow model. *7th International Symposium on Earthworm Ecology*. Cardiff, **Pays de Galles**, 1-6 September 2002.
- 2002 **Pérès G.**, Lamandé M., Cluzeau D., Marmonier P., Hallaire V., Curmi P., JF Delerue. – Influence of anthropic constraints on earthworm community, macroporosity and hydrodynamic functioning. *7th International Symposium on Earthworm Ecology*. Cardiff, **Pays de Galles**, 1-6 September 2002.

- 2000 **G. Pérès**, D. Cluzeau, G. Cuendet, R. Chaussod, V. Hallaire, D. Moncomble - Influence à long terme des contraintes anthropiques sur les interactions entre activités biologiques, matière organique et structure du sol en système viticole. *6^{ème} Journées Nationales de l'Etude des Sols, AFES, "Les enjeux de l'anthropisation". Nancy, France, 25-28 avril 2000*
- 2000 **G. Pérès**, JM Rivière, P. Curmi, D. Cluzeau - Pertinence de la macroporosité biologique observée *in situ* comme outil d'estimation de l'activité lombricienne. *6^{ème} Journées Nationales de l'Etude des Sols, AFES, "Les enjeux de l'anthropisation". Nancy, France, 25-28 avril 2000*
- 2000 Ablain F., Besnard E., Texier C., **Pérès G.**, Cluzeau D. – Ecotoxicologie lombricienne de quatre sols viticoles à forte teneur en cuivre. *XXX congrès du groupe Français des Pesticides, Reims, France, 29-31 mai 2000.*
- 2000 **G. Pérès**, Pierre. Curmi, J M. Rivière, Pascale Prat, and Daniel Cluzeau – Integration of biological dimension into an agro-pedological diagnostic and spatial variability of this dimension. *Colloque IFOAM, The World Grows Organic. Frick, Suisse, 28-31 Août 2000*
- 2000 **G. Pérès**, D. Cluzeau, P. Marmonier, P. Curmi, V. Hallaire - Relevance of the biological macroporosity as estimation tool of the earthworm activity *in situ* . *International Colloquium of Soil Zoologie. Cesque Budoviche, République Tchèque, 14-18 Août 2000*
- 2000 L. Brossard, **G. Pérès**, D. Cluzeau, P. Curmi, J. Roy – Diversité végétale fonctionnelle, macroporosité du sol et conséquences sur le fonctionnement hydrodynamique. *2^{èmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle. Montpellier, France, octobre 2000*
- 1999 **G. Pérès**, JM Rivière, P. Curmi, P. Prat, Y. Hardy, S. Valleix, D. Cluzeau - Pertinence de la macroporosité biologique observée *in situ* comme outil d'estimation de l'activité lombricienne. *Journée d'Ecologie Fonctionnelle. Montpellier, France, 15-17 Mars 1999*
- 1998 Cluzeau D., Cannavacciuolo M., Jegou D., **Pérès. G.**, Bellido A., & Trehen P. - From laboratory to field: methodological integrated approachs of interactions between fauna and soil. *6th International Symposium on Earthworm Ecology. Vigo, Espagne, 31 Août - 4 September 1998*
- 1998 **G. Pérès**, JM. Rivière, P. Curmi, Y. Hérody, P. Prat, S. Valleix, D. Cluzeau - Integration of biological dimension to the agro-pedological diagnostic and spatial variability of this dimension. *6th International Symposium on Earthworm Ecology. Vigo, Espagne, 31 Août - 4 September 1998*
- 1998 D. Cluzeau, **G. Pérès**, G. Cuendet, R. Chaussod, V. Hallaire - Interaction between soil, biological activities and organic matter enrichments in vineyard soils. *6th International Symposium on Earthworm Ecology. Vigo, Espagne, 31 Août - 4 September 1998*
- 1996 **Pérès G.**, Cluzeau D. Curmi P., Hallaire V., Chaussod R., Andreux F., Moncomble D., -The influence of the relationships between organic matter and functional structure of earthworm's community on soil structure in vineyard soils. *XII International Colloquium on Soil Zoology, Dublin, Irlande, 21-26 Juillet 1996*

□ Rapport final de programme de recherche

- 2002 Cluzeau D. & **Pérès G.** – "Indicateurs de l'états microbiologiques du sol". In : Walter C., Chaussod R., Cluzeau R., Curmi P., Hallaire V.(Ed.), *Caractérisation, déterminisme et surveillance de la qualité des sols en milieu limoneux acide*, pp 59-91

